

D 1112

Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der hohen philosophischen Fakultät
der Königlichen Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Heinrich Kotte
aus Hamburg.



Kiel 1914.

Druck: Heider Anzeiger, G. m. b. H., Heide.

24. März 2017

Referent: Prof. Dr. Reinke.

Tag der mündlichen Prüfung: 13. Dezember 1913.

Kiel, den 16. Dezember 1913.

Zum Druck genehmigt:

Dr. **Dieterici**,
z. Zt. Dekan.

Meinen lieben Eltern!

Inhalt.

Erster Teil.		Seite
Bestimmung des osmotischen Druckes		119
Zweiter Teil.		
Quellung der Membran von Chaetomorpha unter dem Einfluß gelöster Stoffe		132
1. Allgemeine Bemerkungen		132
2. Methodik		133
3. Anatomie der Membran von Chaetomorpha		135
4. Die Quellungserscheinungen im Einzelnen		136
a) Quellung in Seewasser		137
b) „ „ dest. Wasser		137
c) „ „ Rohrzucker und Alkohol		138
d) „ „ Salzen		139
1. Alkalimetalle		139
2. Erdalkalien		141
3. Schwermetalle		143
e) Quellung in Säuren und Laugen		144
f) „ „ alkalischen Salzlösungen		146
g) „ „ Kombinationen von Neutralsalzen		149
5. Ergebnisse der Quellungsversuche		157
6. Ausblicke		160
Zusammenfassung		164

Während die osmotischen Erscheinungen der Land- und Süßwasserpflanzen bereits in zahlreichen Arbeiten behandelt worden sind, liegen über die gleichen Verhältnisse bei Meeresalgen nur einige zerstreute Beobachtungen vor, die sich im wesentlichen auf die widerstandsfähigen Formen der Uferzone (Braunalgen und Grünalgen) beschränken.

Die Ursache dafür dürfte, abgesehen von Schwierigkeiten in der Beschaffung des Materials, vor allem für die Rhodophyceen darin zu suchen sein, daß die Membran der Zellen unter dem Einfluß des Plasmolytikums in vielen Fällen eine mehr oder weniger starke Verquellung erfährt. Dies war auch der Grund, warum Drevs¹⁾ sich außerstande sah, den osmotischen Druck der Florideenzelle zu bestimmen.

Der Plan der vorliegenden Arbeit war daher zunächst der, durch Wahl geeigneter Plasmolytica den Versuch zu machen, diese Schwierigkeiten zu überwinden, und festzustellen, ob, bzw. in welchen Fällen eine genaue Bestimmung des osmotischen Druckes möglich ist.

Da sich bei diesen Studien ergab, daß verschiedene Salze den Quellungszustand der Membran in recht ungleicher Weise beeinflussen, wurde Veranlassung genommen, eine größere Anzahl von Stoffen auf ihre quellende Wirkung gegenüber der Membran zu prüfen und zu untersuchen, ob die verschiedenen Salze in ihrem Einfluß auf die Quellung der Membran sich ähnlich verhalten, wie dies an amorphen Gallerten bereits von Hofmeister²⁾ u. a. festgestellt worden war.

Damit ist zugleich die Gliederung der vorliegenden Arbeit gegeben. Im ersten Teil ist die Bestimmung des osmotischen Druckes mit Rücksicht auf die verschiedenen Fehlerquellen behandelt; den zweiten Teil bilden die Untersuchungen über den quellenden Einfluß von Salzlösungen auf die Membran, woran sich dann einige allgemeine Ausblicke anschließen.

Erster Teil.

Bestimmung des osmotischen Druckes.

Das Resultat dieser Untersuchungen sei vorweggenommen: Es erwies sich bei der Mehrzahl der Formen eine genaue Bestimmung des im Innern der normalen Zelle herrschenden osmotischen Überdruckes als undurchführbar. Die Gründe dafür ergeben sich aus den folgenden Darlegungen.

Drei Fehler waren es, die für die korrekte Bestimmung des osmotischen Druckes vor allem berücksichtigt werden mußten.

¹⁾ Drevs, Diss. Rostock 1896.

²⁾ F. Hofmeister, Archiv f. exp. Path. u. Pharm. 28 (1891) 210.

Neben der schon erwähnten, anscheinend nur bei Meeresalgen — speziell Rhodophyceen — beobachteten Verquellung der Membran kommt zweitens die Permeabilität des Protoplasmas für viele Plasmolytica und endlich die bei der Plasmolyse häufig auftretende elastische Verkürzung der Zellwand in Frage.

Es leuchtet ein, daß alle drei Fehlerquellen im gleichen Sinne wirken. Infolge der, stets nach dem Innern der Zelle gerichteten Membranquellung bzw. durch die elastische Verkürzung der Membran wird der innere Hohlraum der Zelle verkleinert. Es kommt mithin erst zur Abhebung des Plasmas (Plasmolyse), nachdem eine mehr oder weniger beträchtliche Konzentration des Zellsaftes und damit eine Erhöhung des osmotischen Druckes desselben eingetreten ist.

Ebenso gibt ein permeirendes Plasmolytikum aus leicht ersichtlichen Gründen einen zu hohen Wert.

Im übrigen erscheinen diese Fehler von vornherein nicht gleichwertig. Denn während die durch Quellung und Permeiren bedingten durch Wahl geeigneter Plasmolytika vermeidbar erscheinen, ist die elastische Verkürzung der Membran höchstens rechnerisch zu eliminieren, denn stets wird vor dem Eintritt der Plasmolyse diese sich geltend machen.

Man wird sich bei dieser Sachlage die Frage vorlegen, warum nicht die kryoskopische Methode zur Bestimmung des osmotischen Druckes dieser Algen angewendet wurde. Diese Methode würde jedoch bei den voluminöseren Arten wegen der Anwesenheit vieler Hohlräume und der mit Meerwasser imbibierten Membran zu sehr unzuverlässigen Resultaten führen¹⁾ und bei den einfacher gebauten Formen wegen der geringen zur Verfügung stehenden Zellsaftmenge völlig undurchführbar sein.

Es blieb also zu untersuchen, ob und in welchem Maße die genannten Fehler bei Meeresalgen wirksam seien und ob ihre Beseitigung — sei es experimentell, sei es rechnerisch — sich mit hinreichender Genauigkeit durchführen ließe.

Zunächst seien einige methodische Vorbemerkungen gemacht.

Die zur Verwendung gelangenden Algen, deren Bestand in ungefähr monatlichen Zwischenräumen durch frisch gesammeltes Material ergänzt wurde, stammten — mit Ausnahme einiger in Helgoland untersuchten Formen — aus der Kieler Bucht. In einem nach Norden gelegenen kühlen Zimmer gehalten, blieben sie fast ausnahmslos während dieses Intervalles lebend; nur in den heißen Sommermonaten gingen einige der empfindlichen Florideen nach kürzerer Zeit zu Grunde. Zur Untersuchung wurden stets nur solche Exemplare herangezogen, die in allen Teilen ein völlig normales Aussehen zeigten. Unmittelbar vor ihrer Verwendung wurden sie in kleinen Glasschalen in das Arbeitszimmer gebracht. Ebenso befanden sich die Gläser mit den Versuchslösungen stets in dem Raum der Algenkulturen, so daß plötzliche Temperaturschwankungen beim Übertragen der Objekte möglichst vermieden wurden. Die Behandlung der Algen mit den plasmolytischen Lösungen erfolgte in Stöpselgläsern von ca. 50 ccm Inhalt, in die kleine Abschnitte der zu untersuchenden Pflanze eingetragen und nach einer halben Stunde untersucht wurden. Da der Eintritt der Plasmolyse nicht in allen Zellen gleichmäßig erfolgt, ergibt sich die Genauigkeit der ermittelten Grenzkonzentration zu ungefähr $\pm 0,01$ Mol. Als Grenzkonzentration wurde diejenige Konzentration des Plasmolytikums bezeichnet, in der ungefähr die Hälfte aller Zellen plasmolysiert waren. Da bei der Methode der Herstellung volumnormaler Lösungen, wie sie in den vor-

¹⁾ Nathansohn, Jahrbücher für wiss. Bot. 38 (1903) 248. Vgl. auch Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 1911 p. 44.

liegenden Versuchen verwendet wurden, ein Wägefehler von $\pm 0,02$ g weniger als $\pm 0,004$ Mol entspricht, wurde die Genauigkeit der Wägungen nicht weiter als auf 0,02 g getrieben.

Bei der Besprechung der Fehler beginnen wir mit der für die Meeresalgen typischen Verquellung.

In Kochsalz und Salpeter, den gebräuchlichen Plasmolyticiis, war diese besonders stark. So war für *Polysiphonia* in normalem Zustande der Durchmesser eines Sprosses = 70 μ , die lichte Weite = 61,5 μ . Nach halbstündigem Verweilen der Algen in 0,5 Mol. NaCl war der Durchmesser der gleiche geblieben, die lichte Weite indessen war auf 57,5 μ zurückgegangen. Mit Ausnahme von *Rhodomela subfusca* (deren außerordentlich kleine Zellen die Beobachtung unsicher machten) zeigten sämtliche, zur Untersuchung gelangenden Florideen diese Verquellung der Zellwand. Es waren dies: *Chantransia barbata*, *Callithamnion roseum*, *Cystoclonium purpurascens*, *Ceramium rubrum*, *Lophotolia byssoides*, *Polysiphonia nigrescens*, *P. violacea* und *P. elongata*.

Das gleiche gilt für die Chlorophyceen *Cladophora* und *Chaetomorpha*, während bei den untersuchten Phaeophyceen keine Quellung der Membran bzw. keine Abnahme des Innenvolumens erkennbar war¹⁾.

Nach Hofmeisters Versuchen über die Quellung der Gelatine wirken unter den Salzen der Alkalimetalle die Nitrate und Chloride fördernd, die Sulfate und Salze organischer Säuren hindernd auf die Quellung, während Rohrzucker sich indifferent verhält. In der Erwartung, daß ähnliche Verhältnisse für die Quellung der Algenmembran bestehen möchten, ging ich dazu über, in weiteren Versuchen Rohrzucker als Plasmolytikum zu verwenden. Aber auch dieser ergab eine Quellung der Membran bei fast allen der geprüften Algen, — auch hier, wie oben, mit Ausnahme der Phaeophyceen — wenngleich der Betrag der Quellung quantitativ hinter den für KNO_3 und NaCl gefundenen Werten zurückstand.

Eine merklich geringere Quellung trat bereits ein, wenn die plasmolisierende Lösung neben Rohrzucker auch Seewasser enthielt.

Die plasmolisierende Lösung enthielt:

Mol Rohr.	Mol Seewasser	Wandstärke n. 48 Std.
0,0	1,40	10 μ
0,44	1,12	11,1 „
0,88	0,84	13,3 „
1,32	0,56	16,5 „
1,76	0,28	16,5 „
2,20	0,0	24,5 „

In den weiteren Versuchen kam ich dann dahin, den Rohrzucker gänzlich fortzulassen, und statt seiner konzentriertes Ost- bzw. Nordseewasser (bis zum spez. Gew. 1,075) zur Plasmolyse zu verwenden.

¹⁾ Dreves (l. c.) gibt auch für *Ectocarpus* eine Quellung der Membran an.

Das Eindampfen des Seewassers geschah, um einer Zersetzung des Salzes vorzubeugen, nicht durch direktes Kochen, sondern durch langsame Verdunstung bei ca. 35° C. Der Konzentrationsgrad wurde ermittelt durch Bestimmung des spezifischen Gewichtes der Lösung bei 17°¹⁾ mittels der Westphalschen Wage. So wurde eine Standardlösung hergestellt, die dann durch Mischen mit gewöhnlichem Ostseewasser beliebig verdünnt werden konnte. Der osmotische Druck dieser Lösungen, die ja eine große Menge verschiedener Salze enthielten, ließ sich nur empirisch mittels der kryoskopischen Methode bestimmen. Zu diesem Zwecke wurde von jeder der 24 zur Verwendung gelangenden Konzentrationsstufen des Seewassers die Gefrierpunktsniedrigung mit dem Beckmannschen Apparat bestimmt²⁾.

Plasmolytische Versuche mit diesen Lösungen ließen denn auch durchweg nur eine geringe Quellung der Membran erkennen. Während weiterhin die vorgenannten Plasmolytica nach längerer Zeit stets Desorganisationerscheinungen des Protoplasten hervorriefen, zeigten in diesem Fall auch die empfindlichsten Formen, wie die Arten der Gattung *Delesseria*, eine völlig normale Plasmolyse. Zweifellos ist dies dem Umstande zuzuschreiben, daß auch in dem konzentrierten Seewasser ein physiologisches Gleichgewicht der einzelnen Salze besteht.

Die verwendeten Plasmolytica bewirken also alle eine Verquellung der Membran. Ein Vergleich derselben untereinander (vgl. untenstehende Tabelle) läßt erkennen, daß das konzentrierte Seewasser in dieser Beziehung als das günstigste Plasmolytikum anzusehen ist.

Es fragt sich nun, wie weit eine rechnerische Elimination des durch die Quellung bedingten Fehlers möglich ist. Ein Inrechnungstellen der Volumabnahme bei der Quellung ist nur möglich bei denjenigen Algen, deren Zellen neben einer regelmäßigen Gestalt in allen Membranteilen das gleiche Quellungsvermögen besitzen. So ist für *Chaetomorpha Linum* — der einzigen der untersuchten Algen, die diesen Bedingungen entspricht — die durch Quellung hervorgerufene Volumverminderung bei dreistündiger Plasmolyse in

1,52 Mol Seewasser:	2 ‰,
1,4 „ Rohrucker:	5 ‰,
1,4 „ Kochsalz:	ca. 28 ‰.

Um diese Werte ist die jeweils ermittelte plasmolytische Grenzkonzentration also zu hoch. Die Figuren 1 bis 3 der beigefügten Tafel zeigen die Quellung zweier Rhodophyceen (*Chantransia barbata* und *Delesseria sanguinea*), die, wie die Rhodophyceen überhaupt, in Bezug auf die Quellungsfähigkeit der Membran die Chlorophyceen bei weitem übertreffen.

Wir kommen nun zu dem durch das Permeieren der Stoffe bedingten Fehler.

Wenn, wie wir gesehen haben, das konzentrierte Seewasser wegen der geringeren Quellungswirkung dem Rohrucker als Plasmolytikum vorzuziehen ist, so ist andererseits die Permeabilität³⁾

¹⁾ Die Änderung des sp. Gew. für 1° C beträgt 0,0003.

²⁾ Gleichzeitig wurde das spez. Gew. der Lösungen festgestellt und es ergab sich, daß für das Intervall vom spez. Gew. (17°) 1,014 (Ostseewasser $\Delta = 0,955^\circ$) bis 1,055 ($\Delta = 4,30^\circ$) das spez. Gew. und Δ einander proportional sind.

³⁾ Der Ausweg, bei Verwendung von conc. Seewasser durch Verkürzung der Versuchsdauer ($1/2$ Std.), diesen Fehler möglichst zu verringern, dürfte auch nur geringe Vorteile bieten, da immerhin eine gewisse Zeit verstreicht, bis der Konzentrationsausgleich zwischen der mit Seewasser imbibierten Membran und der umgebenden Lösung erfolgt ist.

des Plasmas für Seewasser wie auch für NaCl und KNO₃ bedeutend größer als für Rohrzucker¹⁾.

Die Möglichkeit, durch Vergleich der Grenzkonzentration für Rohrzucker und Seewasser ein Maß für die Größe der Permeabilität zu erhalten, war nur bei Chaetomorpha gegeben, da, wie schon erwähnt, nur bei dieser Alge der durch die Quellung bedingte Fehler sich rechnerisch eliminieren läßt.

Unter Berücksichtigung der oben angegebenen Volumänderung infolge Membranquellung waren die Grenzkonzentrationen nach einer halben Stunde für

	Chaetomorpha Melagonium.	Ch. Linum.
Konzentriertes Seewasser:	$\Delta = 2,46^{\circ}$	$\Delta = 2,77^{\circ}$
Rohrzucker:	$\Delta = 1,98^{\circ}$	$\Delta = 2,46^{\circ}$
Differenz:	$0,48^{\circ}$	$0,31^{\circ}$

(Δ = Gefrierpunkts-Depression)

Also mußte schon in der ersten halben Stunde ein Eindringen der Salze des Seewassers²⁾ in die Zellen stattgefunden haben und zwar, wie die oben angegebenen Differenzen erkennen lassen, bei Chaetomorpha Melagonium in stärkerem Maße als bei Chaetomorpha Linum.

Diese bedeutende Durchlässigkeit des Plasmas gibt sich auch daran zu erkennen, daß bei längerem Verweilen der Alge in dem plasmolysierenden Seewasser ein Rückgang der Plasmolyse eintritt.

So wurde Chaetomorpha Linum durch konzentriertes Seewasser ($\Delta = 2,6^{\circ}$) zunächst stark plasmolysiert. Nach 2½ Stunden war die Plasmolyse in einigen, nach 14 Stunden in sämtlichen Zellen des Fadens zurückgegangen. Auch in noch höher konzentriertem Seewasser ($\Delta = 3,35^{\circ}$) war nach 24 Stunden völliger Rückgang der Plasmolyse erfolgt.

Es war nun noch von Interesse, festzustellen, welche Grenzkonzentration von Seewasser erforderlich ist, um eine Alge, deren Plasmolyse infolge der Salzaufnahme zurückgegangen ist, aufs neue zu plasmolysieren. Folgender Versuch gibt hierüber Aufschluß:

Nach 24 stündigem Verweilen der Alge in Seewasser von Grenzkonzentration, in welchem Rückgang der Plasmolyse eingetreten war, wurde Ch. Melagonium plasmolysiert³⁾ durch konzentriertes Seewasser: $\Delta = 2,68^{\circ}$ (Grenzkonz. n. ½ Std.: $\Delta = 2,46^{\circ}$). Ch. Linum durch konzentriertes Seewasser: $\Delta = 2,94^{\circ}$ (Grenzkonz. n. ½ Std. $\Delta = 2,77^{\circ}$).

Auch in diesem Fall ist die Differenz für Ch. Melagonium ($0,2^{\circ}$) größer als die für Ch. Linum ($0,17^{\circ}$), was auf eine größere Geschwindigkeit in der Salzaufnahme bei der erstgenannten Alge schließen läßt. Die Annahme, daß es sich bei den beschriebenen Erscheinungen nicht um Permeiren des Plasmolytikums, sondern um regulatorische Vorgänge handeln könnte,

¹⁾ Tröndle, Jahrb. f. wiss. Bot. 48 (1910) p. 181. Janse, Versl. en Mededeelingen der koninklijke akad. van wetensch. Afd. natuurkunde. Deerte Reeks, vierde Deel. Amsterdam 1888.

²⁾ Der gleiche Wert ergibt sich für NaCl: plasmolytische Grenzkonz., für Ch. Melagonium: 1 Mol NaCl; da $i = 1,7$: 1 Mol NaCl isoton 1,7 Mol Rohrzucker. Nach Abzug der Membranquellung (23 %) bleiben 1,3 Mol ($\Delta = 2,46^{\circ}$).

³⁾ Die Beobachtung erfolgte nach 10 Minuten.

scheint im Hinblick auf die Versuche von Drevs — der analytisch ein Eindringen feststellte — unwahrscheinlich; wie auch durch die Beobachtung, daß in Rohrzuckerlösungen kein derartiger Rückgang der Plasmolyse stattfindet (siehe die Tabelle auf Seite 121).

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß zur genauen Bestimmung des osmotischen Druckes in den Zellen der Meeresalgen auch das konzentrierte Seewasser nicht geeignet ist, zumal da die Geschwindigkeit der Salzaufnahme bei den einzelnen Arten eine verschieden große ist.

Immerhin aber dürfte dieses Plasmolytikum von Wert sein in den Fällen, wo nur der Eintritt der Plasmolyse und nicht die Bestimmung des osmotischen Druckes erforderlich ist; besonders dann, wenn andere Plasmolytika einen nachteiligen Einfluß auf die Zellwand oder auf das Plasma erkennen lassen.

Erschien somit eine Bestimmung des osmotischen Druckes immerhin noch möglich bei den Formen, die keine nennenswerte Membranquellung aufwiesen, so verringert sich deren Zahl wiederum, wenn wir die bei der Plasmolyse auftretende elastische Verkürzung berücksichtigen.

Pfeffer¹⁾ hat bereits kurz darauf aufmerksam gemacht; eingehender behandeln Pantanelli²⁾ und Bottazzi³⁾ diese Verhältnisse⁴⁾.

Auch bei Meeresalgen fand sich diese Kontraktion; und zwar bei den einzelnen Arten in sehr verschiedenem Maße. So war an *Cladophora pygmaea* sowohl im Durchmesser der Zellen, wie auch in der Längsrichtung des Fadens keine Kontraktion nachweisbar.

Ein sproßende von *Chaetomorpha Melagonium* (13 Zellen) verkürzte sich bei der Plasmolyse in konzentriertem Seewasser von 12,795 auf 12,720 mm⁵⁾. Und zwar beteiligten sich die Zellen — einschließlich der Gipfelzelle — gleichmäßig an dieser Verkürzung, so daß die lineare Turgor-dehnung von 0,59 % für jeden Teil des Sprosses gilt.

Messungen an *Ch. Linum* hatten folgendes Ergebnis:

Zahl der gemessenen Zellen:	Kontraktion		
	von	auf	
20	8,175 mm	8,115 mm	0,74 %
17	8,275 „	8,250 „	0,3 „
16	7,60 „	7,525 „	0,99 „
39	42,40 „	42,30 „	0,24 „

Da mithin bei *Chaetomorpha* und *Cladophora* der durch Turgordehnung bedingte Fehler von höchstens 1 % die bei plasmolytischen Messungen erreichbare Genauigkeitsgrenze (vgl. S. 120) nicht überschreitet, kann bei diesen Algen die Turgordehnung unberücksichtigt bleiben.

¹⁾ Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877, p. 177.

²⁾ Pantanelli, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40 (1904) 314.

³⁾ Bottazzi, Ergebnisse der Physiologie VII (1908) 204.

⁴⁾ Vgl. auch Höber, l. c. p. 64.

⁵⁾ Die Messung jeder einzelnen Zelle erfolgte mit Hilfe des Okularmikrometers bei 600facher Vergrößerung.

Dagegen zeigt eine andere Chlorophyceen: *Enteromorpha compressa*, die bedeutende lineare Kontraktion von 3 %. Vergleichsweise angestellte Versuche an Süßwasseralgen (*Chara*, *Cladophora* und *Spirogyra*) hatten ähnliche Resultate ergeben. Dabei konnte eine Verkürzung sowohl in der Längs-, als auch in der Querrichtung der Zelle festgestellt werden (im Gegensatz zu einer Angabe Lepeschkins¹⁾, der an *Spirogyra* nur in der Längsrichtung eine Verkürzung von 4,1 % fand). Die Volumverminderung betrug 9,5 bis 10 %, und zwar unabhängig davon, ob die Aufhebung des Turgors erfolgte durch Plasmolyse oder durch Tötung des Plasmas auf verschiedene Weise (durch Alkohol, Äther, Sublimat, Jod, heißes Wasser). Die für *Spirogyra* ermittelte plasmolytische Grenzkonzentration ergäbe also einen um 10 % zu hohen Wert für den osmotischen Druck des Zellsaftes²⁾.

Die Phaeophyceen weisen nur eine unbedeutende Verkürzung auf:

Ectocarpus siliculosus: 1,14 auf 1,133 mm

Chaetopteris plumosa: 1,32 „ 1,32 „

(Plasmolytikum: konz. Seewasser; Vergrößerung: 112).

Dagegen besitzen die Rhodophyceen fast sämtlich eine beträchtliche elastische Dehnung³⁾, wie die folgende Tabelle zeigt:

Objekt	Länge Normal	plasmolysiert	Linear- Kontraktion in %
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	96	90,5	5,5
	93	88,5	
	195	186	
	87	80	
<i>Polysiphonia violacea</i>	88	85	3,4
<i>Polysiphonia elongata</i>	98,5	96	2,5
<i>Ceramium rubrum</i>	87,5	85	4,2
	80,5	76	
	166	153	
<i>Ceramium diaphanum</i>	66	62	6
	66	62	
<i>Rhodomela subfusa</i>	400	390	2,5
	43,5	43	
<i>Chanthransia</i>	197	193,5	1,7
<i>Callithamnion mirabile</i>	32	29	10
	32	28	
	40	36	
	90	82	
<i>Phyllophora membranifolia</i>	165	158	1,7
	204	203	
	158	157	

¹⁾ Lepeschkin, Beih. zum botanischen Zentralblatt 1907 I p. 61.

²⁾ Noch größere Differenzen (b. z. 40 %) ergaben die Versuche Pantanellis (l. c. p. 310) an Schimmelpilzen.

³⁾ Der Wert der entsprechend höheren Volumkontraktion konnte wegen der unregelmäßigen Gestalt der Pflanzen nicht berechnet werden.

Bei der Gattung *Delesseria* gelang es, Unterschiede in der Größe der Turgordehnung an der Basis und an der Spitze nachzuweisen. Ein junger, blattartiger Teil des Sprosses von *Delesseria sinuosa*, von 17 mm Länge, wurde vor und nach der einhalbstündigen Plasmolyse in konz. Seewasser (spez. Gew. = 1,030) von der Basis zur Spitze fortschreitend gemessen:

	Längen (Basis »————→ Spitze)									
Normal	61,5	78	77	61,5	97	186	133,5	117	136	
Plasmolysiert	61	76,5	76	60	94,5	180	127,5	111	125	
% Kontraktion	0,8	1,9	1,3	2,4	2,6	3,2	4,5	4,7	6,6	

Fünf weitere Versuche, in derselben Weise angestellt, zeigten die gleiche Änderung der Turgordehnung. Bei *Delesseria sanguinea* ließen sich diese Verhältnisse nicht mit der gleichen Schärfe feststellen. Von neun darauf hinzielenden Versuchen verliefen vier gleichsinnig mit den für *Del. sinuosa* mitgeteilten; in den übrigen dagegen trat keine örtliche Änderung der Turgordehnung hervor.

In weiteren Experimenten wurde dann versucht, festzustellen, in welcher Konzentrationsstufe des Plasmolytikums die erste nachweisbare Kontraktion des Sprosses auftritt.

Ob j e k t	Normal	u. 1/2 Std.	in Mol Rohrzucker
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	79	78	0,6
	88	88	0,65
	89,5	89,5	0,7
	96,5	96	0,75
	95	94	0,85
<i>Polysiphonia violacea</i> (Grenzkonz. = 1,05 Mol)	101	101	0,6
	75	75	0,65
	92	92	0,7
	77	76	0,75
	96	95	0,85
<i>Ceramium rubrum</i> (Grenzkonz. = 0,85 Mol)	147	147	0,5
	210	209,5	0,525
	137	135	0,55
	158	155	0,6
	148	146	0,65
	147	142	0,7

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, beginnt die Kontraktion des Sprosses bereits in einer Konzentration, die bedeutend unterhalb der plasmolytischen Grenzkonzentration liegt. Da aber die elastische Kraft der gespannten Membran gegenüber dem osmotischen Überdruck des Zellsaftes erheblich zurücktritt, oder mit andern Worten: da im Augenblick der eintretenden Kontraktion der von der Membran auf das Plasma ausgeübte Druck sehr gering ist¹⁾, so folgt,

¹⁾ Vgl. auch Lepeschkin, l. c. p. 63.

daß diejenige Konzentrationsstufe des Plasmolytikums, in welcher die erste nachweisbare Verkürzung des Sprosses auftritt, annähernd der osmotischen Konzentration des Zellsaftes entspricht. Treten jedoch gleichzeitig in der Membran bedeutende Quellungskräfte auf, so ist dadurch auch in diesem Fall eine Unsicherheit der Ergebnisse bedingt.

Ergeben nun diese Versuche zunächst nur, daß es aus praktischen Gründen nicht gelang, die Grenzkonzentration zu bestimmen in allen den Fällen, in denen unter dem Einfluß des Plasmolytikums eine Membranquellung auftrat, so zeigte sich in der Folge, daß auch vom theoretischen Standpunkte aus betrachtet, in diesem Falle die Bestimmung unmöglich erscheint.

Es stellte sich nämlich heraus, daß die Membranquellung nur zum Teil durch den Einfluß des Plasmolytikums bedingt ist, daß sie aber andererseits mit Notwendigkeit eintritt, sobald der Gegendruck des Plasmas aufhört. Oder mit anderen Worten: Auch im normalen Medium — dem Seewasser des Standortes — hat die, von einer festen Außenschicht umgebene Membran das Bestreben, nach dem Innern der Zelle hin zu verquellen. Diesem Bestreben stellt sich die Turgeszenz des Protoplasten als Antagonist entgegen. Hört der Druck des Plasmas auf, so tritt die Quellung ungehindert ein.

Damit scheidet aber in methodischer Hinsicht der Verquellungsvorgang von dem durch passende Stoffe vermeidbaren Permeiren aus und schließt als Fehlerquelle sich der — ebenfalls unvermeidbaren — elastischen Verkürzung an.

Denn nun erscheint es auch ganz aussichtslos, ein nicht verquellendes Plasmolytikum zu suchen, ebenso aussichtslos, als etwa ein solches ausfindig zu machen, bei dem die elastische Kontraktion hintangehalten wird, denn beide Erscheinungen sind ursächlich an das Aufhören des Innendruckes geknüpft.

Die Richtigkeit des soeben Erörterten wird durch folgende Experimente bewiesen:

Die plasmolytischen Versuche an *Chaetomorpha* mit konz. Seewasser hatten gezeigt, daß auch in diesem Plasmolytikum eine, wenngleich geringe Quellung der Membran eintritt. Und zwar vergrößert sich die normale Membranstärke von 4,4–4,6 μ auf ca. 7,5 μ .

Die naheliegende Annahme, daß diese Quellung der Membran hervorgerufen wird durch die höhere Konzentration des Seesalzes in der plasmolysierenden Lösung, wurde widerlegt, als die gleiche Erscheinung auch in gewöhnlichem Seewasser eintrat, sobald durch Einschnitte in die Zelle¹⁾ der Turgor aufgehoben wurde.

Auch war es möglich, eine allmähliche Entspannung der Membran herbeizuführen und den ganzen Vorgang unmittelbar unter dem Mikroskop zu verfolgen.

Zu diesem Zwecke wurde das Stück eines Fadens von *Chaetomorpha Melagonium*, die verhältnismäßig (ca. 2 mm) lange Zellen besitzt, so unter das Mikroskop gelegt, daß die im Gesichtsfeld befindliche Zelle zum Teil unter dem Rande des Deckglases hervorragte. An diesem Ende der Zelle wurde dann mit Hilfe einer Nadel eine kleine Verletzung angebracht. Das Protoplasma strömte hierauf durch die Öffnung aus, während gleichzeitig die Zellwand, und

¹⁾ Die Ausführung dieser Manipulation wird in einem späteren Kapitel behandelt werden.

zwar gleichmäßig in allen ihren Teilen, an Dicke zunahm, bis die Stärke von $7,5 \mu$ erreicht war.

Wie ersichtlich, ist es für die Wirkung völlig gleichgültig, auf welche Weise die Entspannung der Membran herbeigeführt wird. Neben dem bereits erwähnten Anschneiden der Zelle oder der Plasmolyse kommt z. B. die Wirkung von Giftstoffen in Frage. Natürlich könnte man in diesem Fall an eine chemische Wirkung des betreffenden Stoffes auf die Membranquellung denken, indessen tritt auch beim Absterben der Algen in ihrem natürlichen Medium der gleiche Vorgang auf. Fig. 3 der Tafel zeigt die an vielen Chlorophyceen und Rhodophyceen gemachte Beobachtung, daß mit dem allmählichen Absterben des Protoplasmas eine Quellung der Membran einhergeht. Die Zellen des unteren Teiles der Figur sind abgestorben, die des oberen lebend.

Den quantitativen Betrag der durch die Entspannung hervorgerufenen Membranquellung bei Rhodophyceen zeigen folgende Versuche:

	Membranstärke	
	normal:	entspannt:
Polysiphonia violacea	1	2,3
desgl.	0,3	2,0
Polysiphonia elongata	1	2,5
Delesseria sanguinea	0,3	1,7

Hiermit findet auch eine Angabe von Drevs¹⁾ ihre Erklärung, der Polysiphonien, Delesserien und Callithamnien aus 1 % in 3 % Seewasser brachte und dabei eine geringe Quellung der Membran beobachtete. Als die Algen wieder in ihr normales Medium (1 %) zurückgebracht wurden, ging auch die Quellung zurück. Daß die Vermutung von Drevs, die höhere Konzentration des Seewassers wirke quellend, nicht zutrifft, zeigen die soeben von mir angeführten Versuche. Vielmehr handelt es sich hier um die Quellung der Membran infolge Entspannung, wie sie durch das Übertragen der Pflanzen in ein hypertonisches Medium bedingt war. Das gleiche dürfte für eine Beobachtung Toblers²⁾ zutreffen, der bei der langsamen Verdunstung des Seewassers an der in den Gefäßen befindlichen Alge (Polysiphonia) eine Quellung der Membran feststellte.

An dieser Stelle möge auch die an Chaetomorpha Melagonium gemachte Beobachtung Erwähnung finden, daß bei längerem Verweilen der Alge in konzentriertem Seewasser wohl die Plasmolyse, nicht aber die Quellung der Membran zurückgeht. Ein Beweis dafür, daß der osmotische Überdruck des deplasmolysierten Plasmas nur ein geringer ist, so daß er das Quellungsbestreben der Membran nicht zu überwinden vermag.

Andererseits kann bei Steigerung der normalen Turgeszenz — z. B. durch Übertragen der Sprosse in dest. Wasser — eine Verminderung der normalen Membranstärke³⁾ eintreten, wie folgender Versuch erkennen läßt:

¹⁾ l. c. p. 16.

²⁾ Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 26 (1909) p. 58.

³⁾ Obwohl, wie sich aus den Darlegungen des II. Teils ergibt, das dest. Wasser eine starke quellungsfördernde Wirkung aufweist.

Polysiphonia violacea			
normal		in dest. Wasser	
Durchmesser	lichte Weite	Durchmesser	lichte Weite
67	57	66,5	59
56,5	51	56,5	52

Es ergibt sich also aus diesen Versuchen die bemerkenswerte Tatsache, daß der osmotische Überdruck der Meeresalgen in vielen Fällen nicht nur durch die Elastizität der gespannten Membran, sondern auch durch das Quellungsbestreben der zusammengepreßten Zellwand kompensiert wird. Daß der Quellungsdruck der Membran tatsächlich eine sehr bedeutende Größe erreichen kann, zeigen die eingehenden Untersuchungen von Reinke¹⁾ über die Quellung der Laminaria-sprosse, worin die Leistung an mechanischer Arbeit, die diese bei der Quellung entwickeln, ermittelt wurde. Wir können so zwei Typen unterscheiden, deren eine durch die Gattung Spirogyra vertreten wird, die wohl eine Dehnung, aber kein Quellungsbestreben der Zellwand erkennen läßt. Demgegenüber tritt bei Chaetomorpha u. a. die Dehnung der Membran hinter dem Quellungsbestreben derselben zurück. Die Mehrzahl der Algen — vor allem die Rhodophyceen — stellen indessen Übergänge zwischen den beiden Typen dar, derart, daß neben der Elastizität das Quellungsbestreben der Membran als Antagonist des Turgors auftritt. Während für die Dehnung der Zellwand eine teleologische Deutung unschwer sich finden läßt, stößt dagegen die Frage nach der Zweckmäßigkeit des Quellungsbestrebens auf Schwierigkeiten.

So erwies sich denn eine genaue Bestimmung des osmotischen Druckes der Meeresalgen, und besonders der Florideen — worauf es ja in erster Linie ankam — als undurchführbar, da die hierbei auftretenden, mehrfach erörterten Fehlerquellen weder experimentell, noch rechnerisch zu beseitigen sind.

Zum Schluß seien noch die Ergebnisse einiger Versuche mitgeteilt, die mit den relativ günstigen Rohrzuckerlösungen angestellt wurden und immerhin einige vergleichende Schlüsse zulassen.

Nach einhalbstündiger Versuchsdauer waren

in			plasmolysiert
0,8	Mol	Rohrzucker	Lophothalia byssoides*)
0,85	„	„	Bryopsis plumosa
			Chantransia floescens*)
			Ceramium rubrum
			„ diaphanum
			Sphacelaria arctica
			Ectocarpus siliculosus
0,9	„	„	Polysiphonia elongata
0,95	„	„	— — — — —
1,0	„	„	Cystoclonium purpurascens*)

¹⁾ Hansteins Bot. Abhandlungen, Bd. 4 Heft 1.

1,05 Mol. Rohrzucker *Polysiphonia violacea* *)

Chaetomorpha Linum

1,1 „ „ *Cladophora glomerata* *)

(Die mit einem *) versehenen Formen zeigen sehr starke Membranquellung.)

Bei der Umrechnung der erhaltenen Werte ist zu beachten¹⁾, daß in höheren Konzentrationen nicht die gewöhnlich verwendeten volumnormalen, sondern die gewichtsnormalen Lösungen dem van't Hoff'schen Gesetze entsprechen.

Die Umrechnung erfolgt dann z. B. für Rohrzucker nach der Formel

$$M \text{ (gew. norm.)} = m \frac{1000}{1000 - 214 m},$$

worin m den Wert der Volumnormalität bedeutet. Die Werte $m = 0,8$ bzw. $1,1$ sind also gewichtsnormal = $0,96$ bzw. $1,45$ Mol. Bringt man hiervon den osmotischen Druck des Ostseewassers ($\Delta = 0,955^\circ$) = $0,5$ Mol in Abzug, so beträgt der die Turgeszenz bedingende Überdruck $0,46$ bis $0,95$ Mol, was beiläufig einem Druck von 10 bis 21 Atmosphären entspricht.

Ein Vergleich dieser Werte mit den durch Salzen gefundenen²⁾ ergibt — unter Berücksichtigung des isotonischen Koeffizienten, der für Kochsalz und Salpeter ungefähr = $1,7$ ist — für Rohrzucker niedere Zahlen und zeigt damit die durch die Impermeabilität und geringe Quellungswirkung bedingte Überlegenheit dieses Plasmolytikums.

Trotzdem aber können die Differenzen der in der obigen Tabelle angegebenen Grenzkonzentrationen zwischen den einzelnen Arten nicht als quantitative, vielleicht sogar nicht einmal als reale angesprochen werden. Denn da bei einigen Arten eine starke Membranquellung mit oder ohne elastischer Verkürzung auftritt, erreicht die Differenz zwischen den obigen plasmolytischen Grenzkonzentrationen und dem in der normalen Zelle herrschenden osmotischen Druck in jedem einzelnen Fall einen andern Wert.

Da indessen diese Differenz für die einzelnen Species höchstwahrscheinlich als konstant anzusehen ist, können aus den Versuchen mit Rohrzucker immerhin einige vergleichende Schlüsse — allerdings nur für den Bereich der einzelnen Arten — hergeleitet werden.

Als die plasmolytischen Versuche vom Juni im November desselben Jahres wiederholt wurden, ergaben sich für die in beiden Versuchsreihen gleichzeitig vorkommenden Formen (*Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Polysiphonia*) die gleichen Grenzkonzentrationen.

Dies beweist, daß bedeutende Schwankungen des osmotischen Druckes mit dem Wechsel der Jahreszeiten nicht eintreten.

Im Herbst des gleichen Jahres wurden Nordseealgen von Helgoland zum Vergleich herangezogen. Von den 19 Arten, die in einer zur Untersuchung ausreichenden Menge zur Verfügung standen, erwiesen sich indessen mehrere (*Desmarestia aculeata*, *Chordaria flagelliformis*, *Chondrus crispus*, *Phyllophora membranifolia*, *Polyides rotundus*, *Helminthocladia purpurea*) als ungeeignet, da ihre Zellen nicht die genügende Größe besaßen, um die plasmolytische Grenzkonzentration mit hinreichender Sicherheit feststellen zu können. Andere Formen (*Cladophora*, *Plocamium*, *Delesseria*) starben sehr schnell ab.

¹⁾ Vgl. Renner, Biol. Zentralblatt XXXII (1912) p. 494.

²⁾ Vgl. den Versuch auf Seite 123, Anmerk. 2.

Die übrigen ergaben, dem höheren Salzgehalt des Nordseewassers (3,5 % gegenüber 1,8 % im Ostseewasser) entsprechend, im allgemeinen höhere Grenzkonzentrationen als die Ostseeformen. Interessant ist ein Vergleich der Werte bei einigen Algen, die sich in der gleichen Art unter den untersuchten Ostseeexemplaren befanden. Wie die folgende Tabelle zeigt, entspricht die Differenz der absoluten Werte des Zellsaftdruckes ungefähr der osmotischen Differenz des Nord- und Ostseewassers, die man, entsprechend der Differenz der Gefrierpunktsniedrigungen¹⁾ ($1,857^{\circ} - 0,955^{\circ} = 0,902^{\circ}$) gleich 0,49 Mol. setzen kann.

	Nordsee	Ostsee:	Differenz:
<i>Ceramium rubrum</i>	1,45 Mol	0,96 Mol	0,49 Mol
<i>Polysiphonia violacea</i>	1,8 "	0,35 "	0,45 "
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	1,53 "	1,03 "	0,50 "

Es folgt daraus, daß die Turgeszenz — d. h. der osmotische Überdruck des Zellsaftes gegenüber dem Seewasser — bei ein und derselben Art einer Meeresalge an verschiedenen Standorten die annähernd gleiche ist, und daß demgemäß die Größe des absoluten osmotischen Zellsaftdruckes mit dem größeren oder geringeren Salzgehalt des Meerwassers variiert.

Ein Ergebnis, wie es auch zu erwarten stand im Hinblick auf die Permeabilität des Protoplasmas für die Salze des Seewassers und Kochsalzlösungen. In völliger Übereinstimmung hiermit stehen die Befunde von Drews²⁾, der bei der Kultur von Meeresalgen in konzentriertem Seewasser feststellte, daß der Überdruck der Zellen unabhängig vom Substrat für jede Art ein konstanter ist.

Hier sind auch die Beobachtungen Bottazzis³⁾ von Interesse, nach denen die Körpersäfte wirbelloser Meerestiere den gleichen osmotischen Druck besitzen wie das Meerwasser, entsprechend der jeweiligen Konzentration derselben, während das Blut der im Meer lebenden Wirbeltiere einen konstanten, niederen osmotischen Druck aufweist. Eine Mittelstellung nehmen in dieser Beziehung die Knochenfische⁴⁾ ein, da bei diesen der osmotische Druck des Blutes zwar kleiner als der des Meerwassers, jedoch von den Schwankungen desselben noch stark abhängig ist. Der Permeabilität der Plasmahaut der niederen Tiere und Pflanzen für die Salze des Meerwassers steht also bei höheren Tieren eine völlige Impermeabilität gegenüber.

¹⁾ Nach eigenen Messungen, die mit den Werten von Dakin (vgl. Höber, l. c. p. 34) gut übereinstimmen.

²⁾ l. c. p. 18.

³⁾ Ergebnisse d. Physiologie VII (1908) 161; Höber, l. c. p. 31.

⁴⁾ Dakin, Bioch. Journal 3 (1908) 258.

Zweiter Teil.

Quellung der Membran von Chaetomorpha unter dem Einfluß gelöster Stoffe.

1. Allgemeine Bemerkungen.

Aus den im vorausgegangenen Teil angegebenen Versuchen geht deutlich hervor, daß die Größe der Membranquellung in entscheidendem Maße beeinflußt wird von der Natur der plasmolysierenden Lösung. Wie bedeutend die quantitativen Quellungsunterschiede in verschiedenen Plasmolyticis sein können, zeigen die auf Seite 122 angegebenen Zahlen der Volumenabnahme der Zelle infolge Membranquellung, die für Seewasser 2 % und für Kochsalz ca. 28 % betragen. Es erschien daher wünschenswert, in systematischer Weise Versuche anzustellen über den Einfluß von Salzlösungen auf die Quellung der Algenmembran.

Da diese Untersuchungen quantitativ geführt werden sollten, war noch Folgendes zu berücksichtigen:

Es wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß die Quellung der Membran nur in der Richtung nach dem Innern der Zelle stattfindet. Dies rührt daher, daß die äußerste Membranschicht, die im Folgenden als Decklamelle bezeichnet ist, nicht verquillt, sondern eine so bedeutende Festigkeit besitzt, daß sie allein den Turgordruck der Zelle zu tragen vermag. Andererseits tritt dem Quellungsbestreben der Membran vom Innern der Zelle her ein Widerstand entgegen in Gestalt des turgeszenten Protoplasten.¹⁾

Es folgt daraus, daß bei gleichbleibender Turgeszenz die Ausschläge der Membranquellung verkleinert werden, bei wechselnder Turgeszenz dagegen stark schwankend und irreführend sind. Besonders letzteres kommt für die folgenden Versuche in Betracht, da bei diesen die Anwendung sehr verschieden konzentrierter Lösungen erforderlich war.

Es handelte sich also darum, in allen Versuchen das Quellungsbestreben der Membran sich frei entfalten zu lassen, d. h. die Turgeszenz des Protoplasten aufzuheben.

Liegt die Konzentration der verwendeten Lösungen höher als die plasmolytische Grenzkonzentration, so ist durch die eintretende Plasmolyse der Einfluß des Turgordruckes bereits

¹⁾ Daß die turgeszente Zelle nicht etwa den Eintritt des quellenden Stoffes in die Membran überhaupt verhindert, wurde ebenfalls durch Versuch festgestellt. Es war 5 μ die Membrandicke einer turgeszenten, 22 μ die einer nicht turgeszenten Zelle in 0,5 Mol Rohrzucker nach 24 Stunden. Wurden die turgeszenten Zellen hierauf in Seewasser gebracht und der Turgor dann aufgehoben, so trat eine Quellung auf 15 μ ein. (Nicht vorbehandelte Zellen auf 7,5 μ .) Damit ist der Eintritt des Zuckers in die turgeszente Membran bewiesen, die übrigens auch schon vorher durch stärkere Lichtbrechung den Zuckergehalt erkennen ließ. Ein zweiter Versuch mit K_2SO_4 zeigte dasselbe.

beseitigt. Das Gleiche gilt, wenn die Lösungen eine bedeutende Giftwirkung auf das Protoplasma ausüben, indessen ist diese nur bei wenigen Stoffen so intensiv, daß der Tod der Zelle und damit die Entspannung der Membran unmittelbar nach dem Übertragen der Alge in die betreffende Lösung eintritt. Verstreicht aber bis zum Absterben der Zelle eine längere Zeit, so sind dadurch weitere Komplikationen bedingt.

Um in allen Fällen eine sofortige Entspannung der Membran ohne störende physikalische oder chemische Änderungen derselben zu bewirken, bediente ich mich der bereits angedeuteten Methode, durch Einschnitte in die Zelle den Turgordruck aufzuheben.

Die Technik dieser Manipulation war folgende: Die dem Kulturgefäß entnommenen Fäden von Chaetomorpha wurden auf einer ebenen Glasplatte in ca. 2 cm lange Stücke zerschnitten und in jedem dieser Stücke durch mehrere Einschnitte ca. 7—10 Zellen entspannt. Die Schnitte wurden senkrecht zur Glasplatte mit einem Rasiermesser geführt, dessen Schneide in der Weise geschliffen war, daß, während die Enden derselben die Glasplatte berührten, der mittlere Teil um ungefähr 0,2 mm von dieser entfernt war. Durch diese Maßnahme wurde nicht nur die Schneide des Rasiermessers geschont, sondern auch ein völliges Durchschneiden des ca. 0,3 mm dicken Algenfadens verhindert.

Die in den später aufzuführenden Tabellen enthaltenen Quellungswerte beziehen sich also stets auf entspannte Membranen. Man könnte den Einwand erheben, daß die Operation des Anschneidens einen Einfluß habe auf die Quellung der Membran, etwa durch das Austreten des sauer reagierenden Zellsaftes, da, wie später gezeigt werden wird, geringe Säuremengen die Quellung in hohem Maße begünstigten. Indessen beweisen zahlreiche vergleichende Versuche mit hypertonischen Lösungen, die an angeschnittenen, wie an intakten (plasmolysierten) Zellen die gleiche Quellung ergaben, daß diese Methode der Entspannung keine Fehler in sich schließt.

Es ist also wohl zu unterscheiden zwischen der, nur auf der Abnahme des Turgordruckes beruhenden Veränderung der Membrandicke, und der durch ein verändertes Außenmedium bewirkten Quellung der Zellwand. Da letztere in den folgenden Versuchen allein in Frage kam, ist als Vergleichswert für die Beurteilung der Quellungsgröße daher die Dicke der entspannten Membran ($= 7,5 \mu$) und nicht die der Wand der turgeszenten Zelle ($= 4 \mu$) anzusehen.

2. Methodisches.

Die Herstellung der Lösungen, deren Konzentration nach den im Liter der Lösung enthaltenen Grammolekülen ausgedrückt wurde, erfolgte in der bei massanalytischen Arbeiten üblichen Weise durch Lösung der abgewogenen Menge Substanz in destilliertem Wasser und Verdünnung der Lösung im Meßkolben auf 1000 bzw. 500 oder 250 ccm. Die Fehlergrenze betrug $\pm 0,1\%$ der betreffenden Konzentration. Eine größere Genauigkeit anzustreben, erschien unnötig, da die Wirkung dieser Differenz auf die Quellung unmeßbar war. Bei Salzen, deren quantitatives Abwägen infolge hygroskopischer Eigenschaften oder wechselnden Kristallwassergehaltes erschwert war, erfolgte eine genaue Bestimmung des Gehaltes der Lösung durch Titrierung. Durch Verdünnen der Normallösungen mit destilliertem Wasser ließ sich jede gewünschte Konzentration leicht und sicher herstellen. Die Ausführung der Versuche gestaltete sich wie folgt. In Stöpselgläser von ca. 50 ccm Inhalt wurden zentimeterlange Abschnitte der Alge eingetragen, und zwar für jede Versuchsserie Stücke des gleichen Exemplares, um individuelle Unterschiede auszuschließen. Als günstigste Versuchsdauer hatte sich — aus später zu erörternden Gründen — die Zeit von drei Stunden erwiesen, die daher für alle Versuche innegehalten

wurde. Nach anderen Intervallen wurden nur dann Beobachtungen gemacht, wenn es sich darum handelte, den Einfluß der Versuchsdauer auf den Gang der Quellung festzustellen.

Nachdem der Algenfaden mit einem Tropfen der betreffenden Lösung unter das Mikroskop gebracht war, wurde, in der Regel nach drei Minuten, die Membranstärke bei Einstellung auf den radialen optischen Längsschnitt gemessen. Die Resultate sind in den weiter unten stehenden Tabellen in Mikrometerwerten mitgeteilt. Bei der benutzten Vergrößerung von ca. 600 bedeutet ein Teilstrich des Okularmikrometers $2,56 \mu$, so daß eine Umrechnung leicht möglich ist. Da es sich aber durchweg nur um relative Werte handelt, gaubte ich, von derselben absehen zu können. Die mitgeteilten Werte sind Mittelwerte aus mehreren (ca. 5) Messungen. Beim Vergleich der Zahlen ist zu beachten, daß bis zur Zahl 10 die angegebenen Werte bis auf $\pm 5\%$ genau sind.

Jenseits dieser Grenze beträgt die Genauigkeit höchstens 10% und Werte, die die Zahl 15 überschreiten, deuten nur auf qualitative Unterschiede in der Quellung hin. In diesen Quellungsgraden nämlich — die im folgenden stets als „Verquellung“ bezeichnet sind —, ist die Membrandicke in der Mitte der Zelle weit größer als in den Ecken. Da außerdem die Membran in diesem „aufgeweichten“ Zustand äußerst empfindlich gegenüber Druck- oder Zugkräften ist — wie sie infolge geringer Lageveränderungen des Präparates leicht entstehen können — so kann von einer quantitativen Messung der Quellung in diesen Fällen natürlich nicht mehr die Rede sein. Die hier angewendete Methode, durch Feststellung der Membrandicke ein Maß für die Quellungsgröße zu gewinnen, läßt natürlich keine quantitativen Schlüsse zu auf die Änderungen der Gewichts- oder Volumverhältnisse der quellenden Substanz. Vergleiche dieser Werte mit denen anderer Untersuchungen sind daher nur durchführbar, soweit es sich um die Reihenfolge der Stoffe in ihrer Wirkung handelt. Als Grenzkonzentration ist diejenige Lösung bezeichnet, in der die Membran annähernd die gleiche Stärke, wie im Seewasser, erreicht hat. Aus praktischen Gründen wählte ich hierfür die der Membranstärke 4 (bzw. dem nächstgelegenen Werte) zukommende Konzentration.

Für die entscheidenden Versuche wurden die reinsten der im Handel befindlichen Substanzen verwendet da es sich herausstellte, daß geringe Beimengungen, besonders aber die Reaktion (ob sauer oder alkalisch) die Quellung stark beeinflussen. In den untenstehenden Tabellen ist bei der chemischen Formel stets der Ursprung und Reinheitsgrad des Präparates angegeben und zwar bedeutet: (z. A. K.) = „zur Analyse“ v. Kahlbaum; (z. A. m. G. K.) = „zur Analyse, mit Garantieschein“ v. Kahlbaum; (K. P.) = käufliches Präparat.

Da im Laufe der Untersuchung die Notwendigkeit einer genauen Bestimmung der Reaktion der verwendeten Lösungen sich bemerkbar machte, wurde zu diesem Zwecke ein Apparat zur Messung der Wasserstoffionenkonzentration nach der Nernstschen Methode aufgestellt. Von der Anwendung der einfacheren Indikatorenmethode wurde abgesehen, da bei dieser die Anwesenheit von CO_2 oder von größeren ($> 0,5$ Mol.) Mengen Neutralsalz, wie es die vorliegenden Versuche erforderten, sich störend bemerkbar macht.

Die Anordnung der einzelnen Teile des Apparates war entsprechend der von Michaelis gegebenen Anweisung¹⁾. Als Stromquelle diente ein einzelliger Akkumulator, der unter Vorschaltung eines Widerstandes an die Enden des Nickel-Meßdrahtes angeschlossen war. Der Stromkreis der Gaskette bestand aus einem Kappillar-Elektrometer nach Lippmann, einem Umschalter, der, um bequemes und erschütterungsfreies Arbeiten zu ermöglichen, für Fußbetrieb eingerichtet war, sowie aus dem abwechselnd einzuschaltenden Normalelement und der Gaskette. Das Normalelement war nach dem im Ostwald-Luther²⁾ enthaltenen Angaben hergestellt und durch Vergleich mit anderen geeichten Normalelementen des hiesigen physikalischen Instituts³⁾ auf seine Spannung geprüft worden. Die Bewegung der Quecksilbersäule im Elektrometer wurde mit einem Horizontalmikroskop bei 100facher Vergrößerung beobachtet.

¹⁾ Abderhalden, Handbuch der biochem. Arbeitsmethoden Bd. V, 1 p. 500 ff.

²⁾ Ostwald-Luther, Physiko-chemische Messungsmethoden, Seite 361.

³⁾ Dem Direktor desselben, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Dieterici, sowie Herrn Prof. Dr. Höber vom physiologischen Institut und dem Assistenten der med. Klinik Herrn Dr. Neukirch, möchte ich auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen für die wertvollen Ratschläge bei der Aufstellung und Prüfung des Apparates sowie für die Erlaubnis, die Hilfsmittel der genannten Institute benutzen zu dürfen.

Aus der elektromotorischen Kraft (E) der Gaskette (nach Abzug der Potentialdifferenz der Kalomel-elektrode) läßt sich die H -Ionen-Konzentration (c) berechnen nach der von Nernst aufgestellten Formel $E = RT \cdot \log. \text{ nat. } 1/C$, worin R die Gaskonstante und T die absolute Temperatur bedeutet.

Einen bequemerem Ausdruck (weil E direkt proportional) stellt jedoch der $\log. c$ dar. Der negative Wert desselben, nach dem Vorschlag von Sørensen¹⁾ mit p_H bezeichnet, durchläuft also von 1/1 normal Säure bis 1/1 normal Lauge die Werte 0 bis 14,14 (z. B. 0,01 n Säure = $10^{-2}n$; $p_H = 2$).

Da das Ionenprodukt des Wassers ($H^+ \cdot OH^-$) bei $18^\circ \text{ Cels.} = 10^{-14,14}$ ist, läßt sich aus jedem p_H durch Subtraktion von 14,14 die zugehörige Konzentration der Hydroxylionen berechnen. Für $p_H = 7,07$ ist die Konzentration der H^+ und der OH^- gleich: die Lösung reagiert neutral.²⁾

Werte von p_H über 7,07 drücken also eine alkalische, solche unter 7,07 eine saure Reaktion der Lösung aus.

Die weiter unten enthaltenen Angaben über die Reaktion sind nach der üblichen Weise auch bei alkalischen Flüssigkeiten in p_H ausgedrückt.

Als günstigstes Objekt für die vorliegenden Untersuchungen erwies sich die unverzweigte, fadenförmige Chlorophyceae Chaetomorpha, die in zwei Arten, der festsitzenden Ch. Melagonium, und der flottierenden Ch. Linum gefunden wurde.

Ch. Melagonium unterscheidet sich von Ch. Linum ferner dadurch, daß die Zellen jener ungefähr vier mal so lang als breit sind, während Ch. Linum Zellen von annähernd quadratischem Längsschnitt zeigt. Da die relativ (ca. 0,35 mm) großen Zellen beider Pflanzen eine ebenso regelmäßige, wie untereinander gleichförmige Gestalt besitzen; da weiterhin zu der morphologischen die physiologische Gleichheit sich gesellt — das Wachstum geht durch Teilung sämtlicher Zellen vor sich — so erschienen diese Arten, die sich überdies leicht kultivieren lassen, in jeder Weise geeignet für die in Frage kommenden Untersuchungen.

Da Chaetomorpha Linum in größerer Menge zur Verfügung stand, wurden die meisten der Versuche an dieser Alge ausgeführt. Falls Ch. Melagonium, deren Quellungsvermögen etwas geringer ist, verwendet wurde, ist dies besonders angegeben.

Gelegentlich sind auch Versuche an Rhodophyceen aufgeführt, die aber wegen des ungleichen Verhaltens der Membran an verschiedenen Teilen des Thallus nur in qualitativer Beziehung von Wert sind.

3. Anatomie der Membran.

Die Zellwand von Chaetomorpha Linum, die in der turgeszenten Zelle eine Dicke von $4,5 \mu$ besitzt, besteht aus zwei mehr oder weniger deutlich voneinander abgegrenzten Schichten. Jede dieser Schichten ist aus zahlreichen Lamellen zusammengesetzt, die mit einer stärker lichtbrechenden Substanz abwechseln. Ob die quellenden Eigenschaften der Membran nur dieser Zwischensubstanz zukommen, oder ob auch den Lamellen eine aktive Rolle bei dem Quellungs-vorgang zufällt, vermochte ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden; indessen spricht die Irreversibilität der Quellung (siehe im Folg.) zugunsten der ersteren Auffassung. Nach außen hin ist die Membran bedeckt von einer sehr festen, homogen erscheinenden „Decklamelle“. Bei Einwirkung starker Quellungsmittel läßt diese eine wellblechartige, schräg verlaufende Faltung er-

¹⁾ S. P. L. Sørensen, Comptes rendus du lab. de Carlsberg, 1907, Heft 7.

²⁾ Näheres hierüber siehe Abderhalden, l. c.

kennen (vgl. Fig. 8 der Tafel), wie überhaupt die Inhomogenitäten im Aufbau der Membran erst bei der Verquellung derselben deutlich sichtbar werden¹⁾.

Der feste Zusammenhang der Schichten, wie er in der normalen Membran besteht, geht bei zunehmender Quellung der Zwischensubstanz mehr und mehr verloren und schließlich entstehen Zwischenräume zwischen den einzelnen Lamellen, wie Fig. 6 der Tafel erkennen läßt.

In dieser Veränderung der gegenseitigen Lage der Schichten bei der Quellung ist wohl auch die Ursache dafür zu suchen, daß der Quellungsvorgang nicht reversibel ist. Bei starker Quellung gelingt es selbst unter Anwendung der Turgorkraft (durch Übertragen der plasmolysierten Zelle in Seewasser) nicht, die Membranstärke völlig auf das normale Maß herabzudrücken.

Eine eigentliche äußere Gallerthülle, wie bei manchen anderen Chlorophyceen, ist bei Chaetomorpha nicht vorhanden. Nur an solchen Stellen, an denen die Decklamelle verletzt ist, tritt — bei gleichzeitiger Einwirkung eines Quellungsmittels — die quellende Zwischensubstanz aus. Ausführlicher ist dieser Vorgang unter der Quellung in Säuren beschrieben.

4. Die Quellungerscheinungen im Einzelnen.

Wie bereits (p. 133) betont wurde, ist für die Beurteilung der Quellungsgröße der Membran nicht deren Stärke in der turgeszenten Zelle, sondern die Dicke in entspanntem Zustande als Vergleichswert zu nehmen²⁾. Diese betrug im normalen Ostseewasser im Durchschnitt drei Mikrometer-Einheiten. Individuelle Schwankungen kamen vor, doch überschritten die Abweichungen nicht den Wert von 0,3 nach beiden Seiten. Bei dieser Gleichartigkeit des Ausgangsmaterials im natürlichen Medium sind auch die später aufzuführenden Data alle ohne weiteres miteinander vergleichbar. Da, wie hier vorausbemerkt sei, in keinem der geprüften Medien — mit alleiniger Ausnahme von konzentriertem Alkohol — ein geringerer als der oben angegebene Wert beobachtet wurde, nehmen wir ihn vorläufig als Grundlage und sprechen immer von „Quellung“, wenn dieser Wert überschritten ist. Man könnte zwar auch daran denken, die Membranstärke, wie sie in destilliertem Wasser besteht, als Einheit anzunehmen, doch wurde, aus später zu erörternden Gründen, hiervon Abstand genommen. Wichtig für die Beurteilung der folgenden Versuche ist, daß im Seewasser des Standortes die Membranstärke entspannter Zellen während der gewählten Versuchsdauer (3 Std.) konstant blieb; der mitgeteilte Wert nahm nach längerer Beobachtungszeit um ein Geringes zu:

	Sofort	n. 3 Std.	n. 24 Std.	n. 3 Tg.	n. 4 Tg.
Membranstärke entspannter Zellen . .	3	3	4	5	6

Die letzten beiden dieser Werte sind jedoch nicht mehr maßgebend infolge beginnenden Zerfalles der Membran und der Zersetzung durch Mikroorganismen, wie an der auftretenden Trübung der Membran zu erkennen war.

¹⁾ Vergl. auch Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 26 (1894), p. 630.

²⁾ Dort ist auch das Nötige über die Herbeiführung dieses Zustandes gesagt.

a) Quellung in Seewasser.

Durch Verdünnen der Standardlösung (vgl. pag. 122) bzw. von Ostseewasser mit destilliertem Wasser wurde eine Stufenfolge verschiedener Seewasserkonzentrationen hergestellt. Ihr Salzgehalt¹⁾ ist in Grammäquivalenten NaCl ausgedrückt, um einen Vergleich mit den späteren Versuchen zu ermöglichen. Es ergaben sich nach dreistündigem Verweilen in den angegebenen Lösungen folgende mittlere Membranstärken.²⁾

Seewasser-Konzentration, } entspr. Mol NaCl:	0 (aq. dest.)	0,031	0,062	0,125	0,186	0,25	0,31	0,52	1,03	1,39	2,0
Membranstärke nach 3 Std.:	ca. 40	22	6,8	4,9	4,5	4	3,5	3,25	2,87	3,28	3,22

Daraus folgt, daß in Konzentrationen von 0,3 Mol oder 0,5 Mol (Ostseewasser) bis 2 Mol der Quellungszustand im Großen und Ganzen unverändert bleibt. Wenn wirklich die beiden letzten Werte eine Zunahme der Quellung bedeuten — obwohl sie das Mittel aus 40 Einzelmessungen darstellen, möchte ich, da sie die Grenze der individuellen Variation nicht überschreiten, dies nicht mit Bestimmtheit behaupten — so würde ich sie auf sekundäre Momente zurückführen, wie solche z. B. in einer Zusammensetzung des Seewassers bei der Konzentrierung (infolge ausfallenden Gipses usw.) gegeben sind. Aus diesem Grunde ist es auch zwecklos, höhere Konzentrationen als ca. 2 Mol herzustellen.

Mit zunehmender Verdünnung des Seewassers nimmt die Membranstärke zuerst allmählich, von 0,05 Mol an dagegen sehr rasch zu. In den gleichen Konzentrationen, $\frac{1}{6}$ der des Ostseewassers, beginnt auch ein allmähliches Absterben des Protoplasmas. Doch erfolgt dieses nicht mit derselben Geschwindigkeit wie der Eintritt der Membranquellung, so daß in einer Konzentration von 0,008 Mol, in der nach einer halben Stunde die entspannte Membran eine Dicke von 16 erreicht hat, die Mehrzahl der nicht entspannten, also turgeszenten Zellen noch völlig normal aussieht.

b) Quellung in destilliertem Wasser.

In destilliertem Wasser findet, wie aus der vorstehenden Tabelle ersichtlich, eine vollständige Verquellung der Membran statt, deren Dicke etwa das zehnfache des Wertes in Ostseewasser erreicht. Aus den früher (S. 134) angeführten Gründen geht dieser Wert weit über die Grenze des mit der benutzten Methode quantitativ exakt Meßbaren hinaus. Deshalb kann auch die Quellungsgröße in destilliertem Wasser nicht etwa als Ausgangswert der Messungen eingeführt werden.

Hier seien einige Beobachtungen eingeschaltet, die zwar nicht unmittelbar den Quellungszustand der Membran zum Gegenstand haben, die aber die Mechanik der sich dabei abspielenden Vorgänge gut hervortreten lassen.

In einem Fadenstück von 33 intakten Zellen waren in destilliertem Wasser nach 15 Minuten noch 27 Zellen turgeszent; in den übrigen war Quellung der Membran und Degeneration der Chromatophoren ein-

¹⁾ Aus dem spezifischen Gewicht der Lösungen berechnet nach G. Karsten, Die Beobachtungen an den Küstenstationen. Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F., Bd. 1, Heft 2 (1896), p. 170.

²⁾ Aber — wie auch in allen späteren Versuchen — von entspannten Membranen, wie hier nochmals betont sei, da im Folgenden nicht mehr darauf hingewiesen werden wird.

getreten. Nach einer weiteren Viertelstunde waren sämtliche Zellen verquollen und Zerfall des Fadens erfolgt. Letzterer Vorgang spielt sich folgendermaßen ab:

Durch den erhöhten osmotischen Überdruck (destilliertes Wasser als Außenmedium!), der dadurch noch weiter steigt, daß infolge der Membranquellung das Zellumen verringert und damit der Zellsaft konzentriert wird, nimmt die Beanspruchung der widerstrebenden Zellwand bedeutend zu. Die Decklamelle, die nun, bei der verquellenden Innenlamelle, fast allein für die Festigkeit der Membran in Betracht kommt, ist dem nicht gewachsen und zerreißt an einigen Stellen. Diese machen sich schon unmittelbar nach dem Übertragen der Alge in das destillierte Wasser, noch ehe eine sichtbare Membranquellung eingetreten ist, dadurch bemerkbar, daß an ihnen die Decklamelle sich in Form von Blasen abhebt, die mit der quellbaren Membran-Zwischensubstanz gefüllt sind (vergl. Tafel I Fig. 7).

Ein ähnlicher Zerreißungsprozeß der Decklamelle scheint auch vor sich zu gehen bei der Bildung der Austrittsöffnungen für die Schwärmsporen (Fig. 12), wie sie bis zu drei an der Zahl an jeder Zelle entstehen. Während dagegen in diesem Falle auch die inneren Membranschichten perforiert werden, bleiben bei der Zerreißung der Decklamelle in destilliertem Wasser die darunter liegenden Schichten intakt.

Eine noch intensivere Quellung, als destilliertes Wasser, bewirkt eine Lösung, die einen geringen (ca. 0,01 Mol) Gehalt an freier Säure¹⁾ besitzt. Alsdann ist der Vorgang, der sich in wenigen Sekunden abspielt, schon mit bloßem Auge erkennbar an einer augenblicklich eintretenden, mehrfachen Knickung des Fadens, die in Kürze zum Zerfall desselben führt. (Die Figuren 9 und 10 stellen die nach einer Mikrophotographie angefertigten Zeichnungen dieses Vorganges dar. Fig. 11 ist eine Skizze des normalen Fadens zum Vergleich.)

Infolge des vergrößerten Innendruckes ist die Membran des Fadens an der Stelle BC (Fig. 11) eingerissen (vergl. auch Fig. 10, Zelle III). Die darunter liegende Zelle II wird nun durch den Druck der benachbarten Protoplasten in den Riß hineingezwängt (Fig. 9). Dies bewirkt eine Einknickung des Fadens, die in Fig. 10 bereits 90° überschritten hat. Dabei rückt die ursprünglich bei A befindliche Querwand durch die Ausdehnung des Protoplasten allmählich bis B, d. h. bis fast auf das Doppelte der normalen Zelllänge, vor. Wie sich aus der unmittelbaren Beobachtung des Vorganges ergibt, gleiten dabei die einzelnen Membranlamellen aneinander hin. Das Fehlen der Decklamelle (deren eingerollte Ränder deutlich erkennbar sind) auf der Strecke BC ist an der Abwesenheit des Diatomeen-Überzuges leicht festzustellen. Der Chromatophor der Zellen vergrößert sich nicht; es treten daher an einzelnen Stellen desselben Lücken auf. Im weiteren Verlauf wird dann gewöhnlich die Decklamelle im Scheitelpunkte des Knickungswinkels zerrissen und damit die völlige Trennung der Fadenstücke herbeigeführt. Im unteren Teil der Zelle I in Fig. 10 hat sich zwischen dem Protoplasten und der Zellwand ein freier Raum gebildet, der mit der quellbaren Membranzwischensubstanz erfüllt ist. An der Rißstelle der Decklamelle tritt diese Substanz aus, wie bei der Quellung in angesäuertem 0,05 % Methylenblau an der dann auftretenden charakteristischen Schleimfärbung erkennbar war.

Die gleichen Versuche an Rhodophyceen zeigten, daß hier die Decklamelle durch die Quellung der inneren Wandschichten früher als bei Chaetomorpha zerrissen wird, worauf dann die Membran, die eine Schichtung nicht erkennen läßt, völlig verschleimt. (Vergl. Figur 5 der beigefügten Tafel.)

c) Quellung in Rohrzucker und in Alkohol.

Die bereits bei den plasmolytischen Versuchen hervortretende starke Quellung der Membran in Rohrzucker zeigt die folgende Tabelle:

Mol Rohrzucker (gewichtsnormal) . . .	0,5	0,75	0,9	1,23	1,27	3,5	8,4
Membranstärke nach 3 Std.	20	15	10	6	6	4,4	3,7

Grenzkonzentration = ca. 6,5 Mol (vergl. auch Kurventabelle III).

Dieser Versuch zeigt, daß die Quellung in Rohrzucker wohl im gleichen Sinne verläuft, wie die in Seewasser, d. h. mit zunehmender Konzentration geringer wird, aber in quantitativer Be-

¹⁾ Vergl. auch im Folgenden S. 144.

ziehung die im Seewasser bedeutend übertrifft. Besonders gilt dies für den bei plasmolytischen Messungen wichtigen Bereich von ca. 0,5 bis 1,5 Mol. Während in Seewasser bereits bei Konzentrationen von 0,5 Mol die „normale“ Membrandicke besteht, ist dies bei Rohrzucker erst in konzentrierten Lösungen (8 Mol gewichtsnormal = 102 g Zucker in 100 ccm Lösung) der Fall.

An dieser Stelle möge auch ein Versuch über die Quellung in Alkohol Erwähnung finden:

Alkohol			Membranstärke	
Spez. Gew.	%	Mol	n. 3 Std.	n. 16 Std.
1,00	0,7	0,15	23	30
0,990	7	1,5	20	25
0,975	21	5	18	20
0,947	43	9,5	4,1	8,25
0,900	66	15	2,5	2
0,814	96	18	2	2
Normale Membranstärke			3	4

Die geringste Beeinflussung der Membranstärke findet also in ungefähr 50 % Alkohol statt; in höheren Stufen ist Schrumpfung, in niederen Quellung eingetreten¹⁾.

d) Quellung in Salzen.

A. Alkalimetalle.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten in Chlornatriumlösungen, da dieses Salz den Hauptbestandteil des Seewassers bildet. Zahlreiche Versuche ergaben, daß in reinen Kochsalzlösungen eine bedeutend stärkere Verquellung eintritt, als in Seewasser von gleichem NaCl-Gehalt.

Mol NaCl (geschmolzen, z · A · m · G)	0,5	1	2	3	4	5	6 (gesättigt)
Membranstärke n. 3 Std.	>15	>15	15	8,1	5,7	4	3
desgl. in isosmot. Meerwasser	2,25	2,87	3,22				

(Grenzkonz. = 5 Mol)

Der Verlauf der Kurve (Tab. III) stimmt qualitativ mit der für Seewasser überein, d. h. mit zunehmender Konzentration nimmt auch hier die Membranstärke ab. Doch ist die normale Membrandicke erst in der gesättigten Lösung (6 Mol) zu finden (beim Seewasser dagegen in 0,5 Mol).

Das gleiche Salz wurde verwendet zu Versuchen, die die Abhängigkeit des Quellungszustandes von der Versuchsdauer dartun.

Mol NaCl	0,5	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0
Membranstärke nach 0 Std.	3	3	3	3	3	3	3
1 „	8	7,9	4,4	4,2	4,1	3,5	3
2 „	>15	15	7,5	4,5	4,5	4	3

¹⁾ Vgl. auch Tobler, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 26 (1909) 54.

Membranstärke nach	3 Std.	>15	>15	15	8,1	5,7	4	3
21 "	"	"	"	>15	15	7,5	5,6	4
2 Tagen	"	"	"	>15	15	6	4	
3 "	"	"	"	"	"	15	9	4
5 "	"	"	"	"	"	>15	15	4

Man ersieht aus dem Verlauf der Kurven (vgl. Tab. II), die nach dem Sättigungspunkt hin konvergieren, daß die nach der üblichen Beobachtungszeit von drei Stunden erreichte Quellung keineswegs den Endzustand, sondern nur eine Phase des Quellungsvorganges darstellt. Wir dürfen daher wohl annehmen,¹⁾ daß der Endzustand aller Quellungen in Salzlösungen ungefähr der gleiche ist, d. h., daß in allen Konzentrationsstufen der Lösung die Membran die Neigung hat, völlig zu verquellen. Doch wird dieser Endzustand eben nach ungleichen Zeiten erreicht; so in 0,5 Mol nach 2 Stunden; in 2 Mol nach 3 Stunden u. s. f.; in 5 Mol erst nach 5 Tagen.

Eine Ausnahme von dem obigen Befund der allmählichen völligen Verquellung scheint das gesättigte NaCl zu bilden. In den gesättigten Lösungen anderer daraufhin untersuchten Salze (NH_4Cl , KCl, NaNO_3 , MgSO_4) wurde jedoch stets nach kürzerer oder längerer Zeit eine bedeutende Zunahme der Membrandicke beobachtet. Das Gesagte gilt jedoch nur für Neutralsalze (über alkalische Lösungen hingegen vergleiche später).

Streng genommen, stellen also die vorliegenden Versuche mit Neutralsalzen eine vergleichende Messung der Quellungsgeschwindigkeit der — gewissermaßen mit normalem Seewasser vorbehandelten — Membran in den einzelnen Salzlösungen dar.

Versuche mit einigen anderen Salzen des Natriums dienten dazu, den Einfluß der Anionen auf den Quellungsvorgang festzustellen.

Membranstärke ²⁾ nach	Mol													
3 Std. in	0,1	0,2	0,25	0,5	0,7	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	6,1	6,3	
Na_2SO_4 (z. A. m. G.) .	20†	20†	15 ($\frac{1}{2}\dagger$)	12*	11*	10*	(ges.)	—	—	—	—	—	—	—
Na-acetat (k. P.) . . .	20*	—	20*	20*	—	10,5	7	4,5	3,5	(ges.)	—	—	—	—
NaCl (z. A. m. G.) . . .	—	—	—	>15	—	>15	15	8,1	5,7	4	3	(ges.)	—	—
NaNO_3 (z. A. m. G.) . .	—	—	—	—	—	20	15	13	10	10	10	6	3 (ges.)	—

Bemerkenswert ist im letztgenannten Versuch (NaNO_3) die plötzliche Abnahme der Membrandicke in der Nähe des Sättigungspunktes.³⁾

Die Quellungskurven der Natriumsalze sind auf Tab. III dargestellt. Aus der Aufeinanderfolge derselben ergibt sich als Reihenfolge der Anionen nach steigender Quellung: $\text{SO}_4 < (\text{acetat}) < \text{Cl} < \text{NO}_3$.

¹⁾ Ein exakter Beweis ist nicht möglich, da die Stärken völlig verquollener Membranen wegen der Schichtentrennung (p. 136) nicht quantitativ meßbar sind.

²⁾ Die Zeichen (†) bzw. (—) geben die An- oder Abwesenheit der Plasmolyse in den intakten Zellen an. (*) bzw. (†) bedeutet, daß die Zellen bei der Messung lebend, bzw. abgestorben waren. $\frac{1}{2}\dagger$ = die Hälfte der intakten Zellen ist †.

³⁾ Die den beiden vorletzten Kurvenpunkten entsprechenden Konzentrationen wurden durch Verdünnen der gesättigten Lösung hergestellt.

Auf die Übereinstimmung derselben mit der Hofmeisterschen „Quellungsreihe“ sei jetzt schon hingewiesen.

Auch bei den Salzen anderer Metalle (K, NH₄, Ca, Ba) läßt sich — soweit die angegebenen Versuche dies ermöglichen — die gleiche Reihenfolge der Anionen in Bezug auf die Quellung feststellen.

Von den übrigen Salzen der Alkaligruppe wurden noch folgende untersucht:

Membranstärke in	0,5	0,75	1,0	1,5	2,0	2,25	3	4	4,5 Mol
KCl (z · A · m · G.) n. 3 Std. . .	20	—	15	—	10	9	—	6	3,5 (ges.)
KNO ₃ (z · A · m · G.) n. 3 Std. .	20	20	—	15	(ges.)				
KBr (z · A.) n. 2 Std.	15	—	10	—	10	—	10	(ges. = 4,5 Mol)	
(NH ₄) ₂ SO ₄ (z · A.) n. 1 Std. ¹⁾ .	—	15 (±)	—	13	—	—	8	(ges. = 4 Mol)	
NH ₄ Cl (z · A · K.) n. 1 Std. . .	15 (—)	—	15 (±)	—	15 (+)	—	—	15	9 (ges.)
LiCl (z · A.) n. 3 Std.	15†	—	10†	—	—	—	—	(10 Mol : 5)	

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß der generelle Verlauf der Quellung in allen der untersuchten Lösungen von Alkalisalzen der gleiche ist. Und zwar handelt es sich stets um eine Begünstigung der Membranquellung gegenüber Seewasser, die um so mehr hervortritt, je geringer die Konzentration der angewendeten Lösung ist. Versucht man, die Alkalien nach dem zunehmenden Einfluß auf die Quellung der Algenmembran aufeinanderfolgend zu ordnen, so würde sich etwa folgende Reihe ergeben: Li < K < Na < NH₄. Doch kann diese Reihenfolge nur mit einem gewissen Vorbehalt aufgestellt werden. Denn erstens zeigen NaCl und KCl in höheren Konzentrationen quantitativ das gleiche Verhalten in Bezug auf die Quellung, und zweitens ist die Stellung des LiCl in der obigen Reihe wegen der geringen Zahl der mit diesem Salz angestellten Versuche nicht völlig sicher. Dagegen tritt die gesonderte Stellung des NH₄ in der bedeutend intensiveren Quellung der Membran in dessen Salzlösungen deutlich zutage.

Beim Vergleich von (NH₄)₂ SO₄ und NH₄Cl wie auch andererseits von KCl und KNO₃ läßt sich überdies ein Einfluß der Anionen im Sinne der oben angeführten Reihe mehr oder minder erkennen.

B. Erdalkalien.

Den Übergang von den Alkalien zu den Erdalkalien in Bezug auf die Membranquellung bildet das Magnesium:

Membranstärke nach 3 Std. in . . .	0,25	0,5	1,0	1,5	2	3	4	4,5 Mol
MgSO ₄ (z · A · Merck)	20	12	10	9	8	6	3,5	(ges.)
MgCl ₂ (z · A · m · G.)	—	13	10	—	6	3	—	3 (ges.)

Bei den eigentlichen Erdalkalien hatten die Versuche mit Calciumchlorid folgendes Ergebnis:

¹⁾ Wegen starker Quellung der Membran wurden die Versuche nach einer Stunde abgebrochen. Wie ersichtlich, war die Quellung bereits zu diesem Zeitpunkt in den Lösungen der NH₄-Salze stärker als in denen der Alkalien nach der dreifachen Versuchsdauer.

Mol CaCl_2 (z. A. m. G.) ¹⁾	0,01	0,05	0,1	0,2	0,5	1,0	2,5	5,4 (ges.)
Membranstärke nach 3 Std.	10	10	6,5	5	3,5	3,5	3	—
0,5 Mol CaCl_2 nach	1	2	3	18	24	48	Stunden	
Membranstärke	3	3	3,5	6,5	10	11,5	„	

Da nur das Chlorid in garantiert reinem Zustande²⁾ verwendet wurde, können die Versuche mit CaSO_4 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, wie sie im folgenden aufgeführt sind, nicht als einwandfrei gelten.

Membranstärke in	0,0015	0,003	0,006	0,01	0,0116	0,6	3 Mol
CaSO_4 (Pharm. Germ.) nach 2½ Std.	9,75	5,25	3,75	—	3,75	(ges.)	
„ 24 „	20†	20†	5,25*	—	4,5*		
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ (K. P.) nach 3 Std.	—	—	—	5 (—)	—	4,3 (+) 3,9 (ges.)	

Genau wie Calcium verhalten sich Barium und Strontium:

Membranst. in	0,005	0,01	0,016	0,02	0,025	0,038	0,05	0,075	0,1	0,15	0,2	0,25	0,3	0,5	1,0	2,5	2,66
CaCl_2 (vgl. T. 20)	—	10	—	—	—	—	10	—	6,5	—	—	—	—	3,5	3,5	3	
(z. A. K.)																	
BaCl_2 n. 3 Std.	—	—	—	12	—	—	6,5	—	—	—	—	4,8	—	4,1	4	(ges.: 3,4 Mol)	
n. 15 „	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	10	—	10	10		
BaNO_3 (K. P.)	20†	—	15†	—	—	15†	—	16,5†	—	15	—	—	—	4	(ges.)		
n. 3 Std.																	
SrCl_2 (z. A. K.)																	
n. 3 Std.	—	—	—	—	20	—	15	—	10	—	—	7,5	—	4	3	—	3 (ges.)
„ 14 „	—	—	—	—	—	—	15	—	15	—	—	15	—	10,5	10,5	—	4,5

Man ersieht aus diesen Versuchen zunächst, daß die Salze der drei Erdalkalien, was ihren Einfluß auf die Quellung betrifft, sich aneinander sehr ähnlich verhalten, analog ihrer Zusammengehörigkeit in chemischer Beziehung. Die Übereinstimmung ist so groß, daß es unmöglich ist, eine Reihenfolge der drei Salze untereinander mit genügender Sicherheit festzustellen, obgleich die in Frage kommenden Quellungswerte sämtlich im Bereich der exakten Meßbarkeit (also unter 10) liegen, und die Sättigungskonzentrationen der Salze verhältnismäßig hoch sind. Wie ein Blick auf die Kurventabelle I zeigt, kreuzen die betreffenden Kurven sich mehrfach und die Differenzen der Werte in den einzelnen Konzentrationen überschreiten kaum die Fehlergrenze der Methode.

¹⁾ Der Gehalt der Lösung war durch Titration mit Silbernitrat bestimmt; die Reaktion war neutral ($p_H = 6,6$).

²⁾ Wie wichtig es ist, absolut reine Reagenzien bei diesen Versuchen zu verwenden, zeigte sich besonders bei den Calciumsalzen. Es stellte sich nämlich heraus, daß das verwendete „Calciumchlorid in Stücken, zur Analyse“ von Kahlbaum stets geringe Mengen von Calciumoxyd enthält, wie es bei der Darstellung dieses Präparats (durch Glühen) entsteht. Die Menge des bei der Lösung im Wasser entstehenden $\text{Ca}(\text{OH})_2$ ist hinreichend, um durchaus irreführende Ergebnisse der Quellungsversuche zu veranlassen. Das Gleiche gilt für gebrannten Gyps. 0,003 Mol des „ CaCl_2 granuliert, z. A.“ bewirkten nach 3 Std. eine Quellung auf 5, das reine Salz dagegen auf 15 Teilstriche.

Andererseits steht der Einfluß der Erdalkalien in ihrer Gesamtheit auf die Quellung der Algenmembran im Gegensatz zu dem der Alkalisalze und des Magnesiums. Besonders in den mittleren Konzentrationsstufen (0,5 bis 1 Mol) treten die Unterschiede in den beiden Gruppen deutlich hervor. Während hier in den Lösungen der Alkalien eine intensive Quellung besteht, weicht in den Lösungen der Erdalkalien die Membranstärke kaum von dem normalen Wert ab.

Membranstärke nach 3 Std. in	0,01	0,05	0,1	0,2	0,5	1,0	2,0	2,5	3,0	4,0	4,5	5	6 Mol
CaCl ₂	10	10	6,5	5	3,5	3,5	—	3					
MgCl ₂	—	—	—	—	13	10	6	—	3	—	3	(ges.)	
NaCl	—	—	—	—	>15	>15	15	—	8,1	5,7	—	4	3 (ges.)

Auch sei darauf hingewiesen, daß die Kurven der Erdalkalien — und vor allem die des Ca — sich mit der Kurve für Seewasser fast vollkommen decken. Eine Übereinstimmung, die, wie sich später zeigen wird, nicht ohne Bedeutung ist.

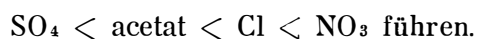
Das Übergangsglied von den Alkalien zu den Erdalkalien stellt — wie in chemischer Beziehung, so auch hier — das Magnesium dar. Am besten tritt diese intermediäre Stellung bei einem Vergleich der Quellungsgrenzkonzentrationen hervor:

Seewasser — — —:	— — — —	0,25 Mol
Ca, Ba, Sr — — —:	— — — —	0,5 „
Mg — — — —:	— — — —	3 „
Na, K — — — —:	— — — —	6 „ (gesättigt)

Die Kationen der Neutralsalze lassen sich nach ihrem Einfluß auf die Quellung der Membran von Chaetomorpha also in folgende aufsteigende Reihe ordnen:



Während die Unterschiede der Anionen, die indessen viel weniger ausgeprägt sind, zu der schon erwähnten Reihe:



Anschließend seien noch einige Quellungsversuche mit Salzen von Schwermetallen erwähnt, die indessen bei fast allen der untersuchten Salze (eine Ausnahme bildet das Mn SO₄) eine starke Quellung der Membran ergaben. Es ist dies vor allem wohl der infolge der hydrolytischen Spaltung gegebenen sauren Reaktion zuzuschreiben. Bei der gleich zu besprechenden starken Wirkung der freien H-Ionen auf den Quellungszustand muß es daher offen bleiben, wie groß der Anteil der Salzwirkung für die Quellung in diesen Stoffen ist. Aus diesem Grunde beschränke ich mich auf eine einfache Mitteilung der Ergebnisse:

Membranstärke nach 3 Std. in	0,01	0,05	0,1	0,2	0,5	0,75	0,8	1,0	2,0	3,16	3,4 Mol
Al ₂ (SO ₄) ₃ (k · P.)	—	—	—	15	—	15		9	(ges.)		
MnSO ₄ (z · A · m · G.)	17†	17†	15 (1/2†)	—	8	—	—	7	—	—	3,5 (ges.)
ZnSO ₄ (z · A · m · G.)	—	15†	15†	—	—	—	—	15†	13	7,5	(ges.)

1 Mol Al₂Cl₆ (k · P.) . . . 20 (p_H = 2,3)

1 Mol CuSO₄ (gesättigt) . 15

2 Mol Fe₂Cl₆ (fast gesätt.) . 15

e) Quellung in Säuren und Laugen.

Es wurde bereits mehrfach hervorgehoben, daß die Quellung von Chaetomorpha in Lösungen von saurer Reaktion bedeutend gefördert wird. Die Quellung überschreitet hier schon nach sehr kurzer Zeit (bisweilen nach wenigen Sekunden) die Grenze der quantitativen Meßbarkeit (vgl. Seite 134). Soweit ich überhaupt Unterschiede feststellen konnte — durch Beobachtung der Geschwindigkeit des Zerfalles der Fäden — (siehe Seite 138) deuten diese darauf hin, daß die Quellung in niederen Konzentrationsstufen der Säure noch stärker ist als in destilliertem Wasser. Auch in gesättigten Lösungen der Säure findet eine bedeutende Quellung statt, wie bei Weinsäure und Gerbsäure festgestellt wurde. Das Gleiche gilt für konzentrierte Salzsäure und konzentrierte Salpetersäure. Eine Ausnahme bilden nur die in konzentriertem, flüssigem Zustande wasserfreien Säuren, bei denen, ähnlich wie bei den Salzen — allerdings bei einer viel höheren Größenordnung der molaren Konzentration — ein Rückgang der Membranstärke in höheren Konzentrationen eintritt.

Mol H_2SO_4	0,01	0,1	1,0	5,0	10,0	18,5 (conc.)
Membranstärke nach 3 Std. .	>20	>20	20	8,5	7	(aufgelöst)
Mol CH_3COOH	2,125	4,25	8,5	10	12,75	17 (conc.)
Membranstärke nach 3 Std. .	20	14	10	10	3	3
desgl. „ 48 „					3	3

Eine den Säuren völlig entgegengesetzte Wirkung üben die Laugen auf die Membran aus. Es ist dies um so überraschender, als die Versuche von Spiro¹⁾ und Wolfgang Ostwald²⁾ ergeben haben, daß sowohl Laugen als Säuren noch in 0,005 Mol die Quellung von Leimscheiben begünstigen. Allerdings mit dem Unterschiede, daß, verglichen mit dest. Wasser, die Quellung in Säure jene in der äquivalenten Lauge erheblich übertrifft.

Bei den Versuchen an Chaetomorpha ergab sich nun, daß schon äußerst geringe Konzentrationen der Lauge hinreichen, um die Quellung der Membran hintanzuhalten:

Membranstärke in	0,0001	0,00016	0,00025	0,0005	0,0008	0,001	0,0025	0,004
KOH nach 3 Std.	—	20†	20†	4,5*	3,9*	4,75*	4,5 (1/2†)	4,0 (1/2†)
NaOH nach 3 Std.	30†	—	20†	5,3*	—	3,5*	—	—
„ „ 43 „	30†					4*		
Membranstärke in	0,005	0,01	0,1	1,0	5,0	10,0	20,0	40 (ges.)
KOH nach 3 Std.	4,5 (1/2†)	3,5†	3,2†	3,5†	3,5†	3,5†	3,5†	3,5†
NaOH nach 3 Std.	3,5*	3,5†	3,5*					

Die Grenzkonzentration ist also sowohl bei KOH, als auch bei NaOH ungefähr gleich 0,0005 Mol. Von dieser Stufe aufwärts bis zu der angegebenen Konzentration von 40 Mol, die

¹⁾ K. Spiro, Über Lösung und Quellung von Kolloiden, Hofm. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. 5 (1904) 276.

²⁾ Wo. Ostwald, Über den Einfluß von Säuren und Alkalien auf die Quellung der Gelatine. Pflüg. Archiv 108 (1905) 563.

einer gesättigten KOH-Lösung entspricht, bleibt die Membrandicke konstant, und zwar nur wenig verschieden von dem Wert der normalen entspannten Membran.

Ein ausgesprochener Gegensatz zu der Quellung der Membran in Salzen besteht ferner darin, daß sich die Quellungsgrenzkonzentration in Laugen auch nach längerer Einwirkungs-dauer nicht merklich ändert, wie die für NaOH und (im folgenden) NH_4OH nach 43 Stunden gefundenen Werte zeigen. Es bleibt vielmehr in allen höheren Laugenkonzentrationen von der Grenze ab die Membrandicke dauernd konstant. Wir können also den in Laugen erreichten Quellungszustand als einen stationären, d. h. als den Endzustand dieses Quellungsvorganges ansehen. Vergleichen wir dies mit dem auf Seite 140 Gesagten, so tritt damit der Gegensatz der Quellung in Laugen zu der in neutral reagierenden Stoffen aufs schärfste hervor. Daß die konstante Membrandicke in Laugen nicht etwa auf einer irreversiblen Fixierung der Substanz beruht, ließ sich zeigen, als Fadenstücke, die 24 Stunden in konz. KOH gelegen hatten, nach sorgfältigem Abspülen in dest. Wasser übertragen wurden. Nach Verlauf eines Tages waren sämtliche Membranen völlig verquollen. Bei Anwendung säurehaltigen Wassers trat der gleiche Vorgang augenblicklich ein.

Bei der starken Wirkung der OH-Ionen auf den Quellungsvorgang erschien es wünschenswert, den OH-Ionen-Gehalt der Grenzkonzentrationen genau zu bestimmen. Die obigen Angaben — durch Verdünnung von $\frac{1}{1}$ normal Lauge erhaltene Werte — reichen dazu nicht aus, da bei dieser starken Verdünnung bereits der theoretisch bestimmbare Gehalt an freien OH-Ionen durch Hinzutritt von CO_2 aus der Luft, sowie durch Lösung von Alkali aus der Wand der Glasgefäße beträchtlich beeinflusst wird¹⁾. Es war daher notwendig, eine exakte Bestimmung der OH-Ionenkonzentration durch elektrometrische Messung mit Hilfe der Gaskette vorzunehmen. Diese empirische Bestimmung ergab für obige Grenzkonzentrationen von 0,0001 und 0,001 Mol NaOH für p_{H} die Werte 9,9 bzw. 10,85, was einer Normalität der Lösungen von 0,000058 bzw. 0,00051 Mol entspricht.

Die gleichen Versuche mit NH_4OH ergaben als Grenze der Quellung eine ungefähr zehnfach höhere Konzentration, als in Lösungen der fixen Alkalien:

Mol NH ₄ OH (z · A · m · G.)	0,001	0,0025	0,005	0,01	0,1		
Membranstärke nach 3 Std.	30†	5*	4*	4*	4*		
Mol NH ₄ OH	0,00025	0,0012	0,006	0,048	0,24	1,18	5,88
Membranstärke nach 3 Std.	22	6	5,25	4,5	4,5	4,5	4,5
Mol NH ₄ OH	0,0001	0,001	0,01	0,1			
Membranstärke nach 3 Std.	30†	30†	3,5	3,5			
„ „ 43 „	30†	30†	3,5	3,5			

Zieht man jedoch die geringere Dissoziation des NH_4OH gegenüber KOH und NaOH in Betracht, so findet sich, daß die Konzentration der OH-Ionen in den Quellungsgrenzlösungen bei beiden die gleiche ist. Messungen mit der Gaskette ergaben denn auch für 0,001 bzw.

¹⁾ Vgl. Michaelis in: Abderhalden, Handb. d. Bioch. Arbeitsmethoden, Band III, 2 p. 1338.

0,01 Mol NH_4OH die Werte p_{H} gleich 9,3 bzw. 10,75, entsprechend 0,000015 und 0,00036 Mol. Mithin liegt die Quellungsgrenzkonzentration zwischen $p_{\text{H}} = 9,9$ (NaOH) bzw. 9,3 (NH_4OH) einerseits und 10,85 bzw. 10,75 andererseits, also etwa bei $p_{\text{H}} = 10,5$.

Ein analoges Verhalten zeigte auch $\text{Ca}(\text{OH})_2$:

Mol	0,0001	0,001	0,018 (gesättigt)
Membrandicke nach 3 Std. . . .	20†	6,5*	6†

Es ist mithin die Quellungsgrenze in Hydroxyden nicht abhängig von der Art des Kations, sondern nur von dem Gehalt an freien OH-Ionen. Ein Befund, der um so bemerkenswerter ist, als bei den Neutralsalzen dem Kation zum mindesten der gleiche Anteil an der Quellungswirkung zukommt, als dem Anion.

f) Quellung in alkalischen Salzlösungen.

Es liegt nahe, nun zu untersuchen, ob es möglich ist, die Quellung der Membran in Neutralsalzen durch den Zusatz von Lauge aufzuheben. Dies ist tatsächlich der Fall, und zwar dokumentiert sich die Hinderung der Quellung deutlich als Wirkung der OH-Ionen dadurch, daß sie bei längerer Versuchsdauer sich nicht ändert. Indessen zeigt sich, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen, wie es auf den ersten Blick erscheinen könnte, sobald man die Konzentration der OH-Ionen in Betracht zieht.

Die Lösung enthält	Membranstärke		p_{H}
	n. 3 Std.	n. 18 Std.	
0,001 Mol NaOH	3,5*	3,5*	10,7
0,5 „ NaCl	10	15	
0,001 „ NaOH und 0,5 Mol NaCl . .	3,5*	5†	9,9
0,0001 „ NaOH	30†	30†	9,9

Man ersieht aus den Werten von p_{H} in diesem Versuch, daß durch die Anwesenheit des Neutralsalzes die Konzentration der OH-Ionen herabgesetzt ist, wie dies bekannten Gesetzen entspricht. Nun aber stellt die reine NaOH -Lösung ($p_{\text{H}} = 10,7$) in obigem Versuch die Grenzkonzentration der Quellung für freies Alkali dar. Man sollte demnach annehmen, daß die Alkaleszenz des Gemisches, die (wie der Wasserstoffexponent ($p_{\text{H}} = 9,9$) erkennen läßt) gleich der von 0,0001 Mol NaOH ist, die gleiche Quellung der Membran zur Folge haben würde, wie diese Laugenkonzentration. Dies trifft jedoch nicht zu; vielmehr tritt eine nur geringfügige Zunahme der Membrandicke auf, die sich in der für Laugen typischen Weise auch nach längerer Zeit nur unbedeutend ändert, wie der in obigem Versuch nach 18 Stunden gefundene Wert zeigt.

Es wurden daraufhin weitere Versuche angestellt, unter Benutzung von NH_4OH als Basis. In 0,5 Mol KNO_3 ging die Quellung nach drei Stunden bis auf 20; enthielt diese Lösung jedoch außerdem 0,005 Mol NH_4OH (Membranstärke 5) so ging die Zunahme der Membrandicke

nur bis 4,5, die auch nach 17 stündiger Versuchsdauer den Wert 5 nicht überschritt. Dieser Versuch zeigt gleichzeitig, daß das Kation der Base und dasjenige des Neutralsalzes nicht das gleiche zu sein brauchen; sowie, daß auch in einem, die Quellung stärker als NaCl begünstigenden Salz, eine genügende Menge von OH-Ionen die Quellung zu hindern vermag.

Eine empirische Gaskettenmessung der letztgenannten Mischung ergab für p_H den Wert 8,65, mithin um fast zwei Einheiten niedriger als die Grenzkonzentration von freiem Alkali, $p_H = 10,5$.

Im folgenden Versuch wurde eine Konzentration des Ammoniaks (0,0001 Mol) gewählt, die für sich allein angewendet, nach drei Stunden eine Quellung der Membran auf 20 zur Folge hatte. Diese wurde kombiniert mit 0,05 Mol $CaCl_2$, in dessen reiner Lösung die Membrandicke nach drei Stunden = 8 betrug. In der Kombination beider Stoffe dagegen war die Membranstärke nach der gleichen Zeit weit geringer, nämlich = 5.

Wir haben mithin festgestellt, daß eine Laugenkonzentration, die, für sich allein angewendet, die Quellung nicht hindert, auf Zusatz einer gewissen Menge von Neutralsalz, das in reiner Lösung ebenfalls die Quellung begünstigt, zu einem Medium wird, das die Stärke der entspannten Membran kaum merklich verändert, obgleich unter Umständen durch die Anwesenheit der Ionen des Neutralsalzes die Konzentration der OH-Ionen in der Lösung noch weiter zurückgedrängt ist¹⁾.

War in den beiden soeben genannten Versuchen die Konzentration der OH-Ionen noch ausreichend, so zeigt dagegen der folgende Versuch, daß diese Konzentration nicht unter einen gewissen Betrag sinken darf, ohne ihren hemmenden Einfluß zu verlieren.

In 0,5 Mol NH_4Cl quoll die Membran nach drei Stunden auf ungefähr 15. Enthielt die gleiche Lösung daneben noch 0,005 NH_4OH (Membranstärke 5) so hat nach drei Stunden die Membrandicke dennoch den gleichen Wert von 15 Teilstrichen. Eine Gaskettenmessung ergab $p_H = 7,3$. Der auffallend niedere Wert der OH-Ionen-Konzentration in diesem Gemisch rührt wahrscheinlich daher, daß eine reine Lösung von NH_4Cl bereits deutlich saure Eigenschaften zeigt. (Für 1 Mol NH_4Cl war $p_H = 5,6$.) Das Ergebnis dieser Versuche, durch Alkalisierung den quellenden Einfluß eines Neutralsalzes herabzumindern, legte den Gedanken nahe, auch das umgekehrte Experiment anzustellen, d. h. durch Ansäuern der Lösung eines Neutralsalzes, in welchem die Membran nicht verquillt, eine Grenzkonzentration der Quellung festzustellen.

Die Lösung enthielt 0,5 Mol $CaCl_2$ und

Mol H_3PO_4	0,0	0,000001	0,00001	0,0001	0,001	0,01
Membranstärke nach 3 Std.	3,5*	4*	5*	7*	10 ($1/2$ †)	>15 †
Parallelversuch	3,5*	6	6	15*	15 †	>15 †

Man ersieht, daß schon eine äußerst geringe Zunahme der H-Ionen die Quellung auftreten läßt.

¹⁾ Ein gegenseitiger Einfluß des Ca^+ und NH_4^+ im Sinne der später zu behandelnden antagonistischen Ionenwirkungen dürfte wegen der außerordentlich geringen Menge des NH_4OH schwerlich in Frage kommen.

Als Ergebnis all dieser Versuche darf man daher wohl annehmen, daß für jede Lösung eines Salzes je nach dessen Konzentration, ein bestimmter Grad der OH-Ionen-Konzentration notwendig ist, um die Quellung der Membran hintanzuhalten. Und zwar ist dieses Minimum der Alkalescens bei unendlicher Verdünnung des Salzes gleich der Hydroxylgrenzkonzentration der Quellung ($p_H = 10,5$) und nimmt mit wachsendem Salzgehalt ab. Daß hingegen die früher mitgeteilte Reihenfolge der Neutralsalze — und zwar sowohl der Anionen, wie der Kationen — in ihrem Einfluß auf die Quellung nicht von dem größeren oder geringeren Gehalt an freien OH-Ionen abhängt, beweisen die diesbezüglichen Gaskettenmessungen, die in allen Fällen fast die völlig gleiche Reaktion ergaben.

1 Mol CaCl_2	$p_H = 6,3$
1 „ NaCl	„ = 6,5
1 „ Na_2SO_4	„ = 6,4
1 „ NaNO_3	„ = 6,7

Im Hinblick auf diese Darlegungen ist nun auch die Wirkungsweise alkalisch reagierender Salze, wie Soda usw. unschwer zu verstehen. Darauf, daß bei diesen die OH-Ionen eine wichtige Rolle spielen, deuten schon die gegenüber den Neutralsalzen auffallend niederen Grenzkonzentrationen hin (siehe Na_2CO_3 auf folg. Seite). Diese Salze stellen hinsichtlich der Quellung gewissermaßen eine Kombination dar aus einem neutralen Anteil und einer bestimmten Menge von OH-Ionen.

Zunächst seien die betreffenden Versuche aufgeführt:

Membranstärke in	0,0001	0,001	0,0025	0,005	0,01	0,025	0,05	0,1	1,0	2,34	5,0	Mol
K_2CO_3 (z · A · K.) nach 3 Std.	22	—	—	6	—	5	3,7	3	3	—	3	(ges.)
„ 42 „	—	—	20	8	—	—	7	—	—	—	—	
Na_2CO_3 (z · A · K.) nach 3 Std.	10†	4*	—	—	4*	—	—	4	4	4	4	(gesättigt)
„ 14 „	20	5	—	—	4	—	—	4	4	—	—	

Die OH-Ionen-Konzentration für die Quellungsgrenze des Na_2CO_3 (0,001 Mol) beträgt $p_H = 9,3$.

Auch in diesem Fall hat also die Anwesenheit des Salzes in der Lösung bedingt, daß die zur Hinderung der Quellung notwendige OH-Ionen-Konzentration derselben geringer ist, als wenn die Lösung nur freies Alkali enthielte. Es bleibt nun die von vornherein sehr unwahrscheinliche Möglichkeit, daß dem CO_2 -Ion als solchem ein quellungshindernder Einfluß zukommen könne. Hierüber gibt der folgende Versuch mit primärem Natriumkarbonat Aufschluß:

Mol NaHCO_3 (z · A · m · G.) . . .	0,05	0,25	0,5	1,0	1,14 (gesättigt)
Membranstärke nach 3 Std.	17	15	9	9	5

Das Salz¹⁾ wirkt also quellend, wenngleich es schwach alkalisch reagiert. Für 1 Mol NaHCO_3 ist $p_H = 8,5$. Damit ist die obige Möglichkeit ausgeschaltet und erwiesen, daß lediglich der Alkalitätsgrad der Lösung den quellungshindernden Einfluß ausübt.

¹⁾ Das Auflösen desselben muß in kaltem Wasser geschehen, da sonst infolge des Entweichens von CO_2 die Alkalescens erhöht wird.

Die Alkaläscens des primären Natriumkarbonates ($p_H = 8,5$) reicht mithin nicht aus, um die Quellung der Algenmembran hintanzuhalten. Da nun im sekundären Karbonat Na_2CO_3 die Quellung sehr vermindert ist, so ist die Möglichkeit gegeben, durch geeignete Mischung gleich konzentrierter Lösungen beider Karbonate ebenfalls eine Quellungsgrenze festzustellen.

ccm $\frac{1}{1}$ n. Na_2CO_3											
ccm $\frac{1}{1}$ n. NaHCO_3	6/4	5/5	4/6	3/7	2/8	1/9	0,5/9,5	0,25/9,75	0/10		
Membranstärke n. 3 Std.	4	4	4	4	4,5	5	8	10	10		
p_H	9,6	—	9,2	9,0	—	—	8,9	—	8,5		

In diesen Lösungen (für deren jede die Gesamtkonzentration gleich 1 Mol ist) liegt die Quellungsgrenze zwischen $p_H = 8,9$ und $p_H = 9,0$. Auch in diesem Falle ist also der Grenzwert von p_H kleiner, als wenn die Lösung nur freies Alkali enthielte. Die Wirkungsweise der alkalisch reagierenden Salze ist somit völlig verschieden von der der Neutralsalze, wodurch auch die an dieser Stelle erfolgte Behandlung derselben gerechtfertigt ist.

Ein kurzer Versuch, betreffend die Quellung in Boraxlösungen, möge hier noch Erwähnung finden. Bemerkenswerterweise nimmt die Quellung in den höheren Konzentrationsstufen dieses Salzes wieder zu:

Mol $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$	0,0005	0,0025	0,005	0,025	0,05	0,1	0,2 (gesättigt)
Membranstärke n. 3 Std.	23 †	7,5 ($\frac{1}{2}$ †)	6,8 ($\frac{1}{2}$ †)	6 †	7 †	8,5 †	8,2 †
desgl. n. 20 Std.	23	8,7	7,4	8	12	20	20

Zum Schluß sei noch ein Versuch an *Polysiphonia elongata* aufgeführt, welcher zeigt, daß die Membran der Rhodophyceen sich Laugen gegenüber ebenso verhält, wie die der Chlorophyceen. Selbst die Quellungsgrenzkonzentration ist völlig die gleiche wie bei *Chaetomorpha*. Bei einer Sproßbreite von 60 war die Membrandicke der intakten Zellen gleich 2, die der entspannten gleich 4. Nach dreistündigem Aufenthalt in 0,0001 Mol Na_2CO_3 war die Membran auf 10 gequollen und das Plasma abgestorben. Dagegen waren in einer Lösung von 0,001 Mol Na_2CO_3 die Zellen lebend und die Membrandicke (gleich 5) war fast die gleiche geblieben.

g) Quellung in Salzkombinationen.

Von dem soeben behandelten Einfluß einer Kombination von Salz und Alkali auf die Membranstärke entspannter Zellen streng zu unterscheiden ist die Wirkung eines Gemisches von zwei Neutralsalzen. Die Reaktion der Lösung ist in diesem Falle — weil stets neutral — ohne Bedeutung und die entscheidende Rolle in der Wirkung fällt den Ionen der Neutralsalze zu.

In bezug auf die Quellung überhaupt liegen systematische Versuche in dieser Richtung bis jetzt nicht vor.

Pauli und Rona¹⁾ bestimmten den Einfluß der verschiedensten Kristalloidkombinationen auf die Erstarrungsfähigkeit der Gelatine, wobei sich ergab, daß die einzelnen Be-

¹⁾ Pauli und Rona, Untersuchungen über physikalische Zustandsänderungen der Colloide. Hofm. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. Bd. II, III und V.

standteile einer Kombination unabhängig voneinander wirken. Bei der Fällung der Kolloide treten dagegen andere Gesetzmäßigkeiten auf, wie auch die Versuche von Linder und Picton¹⁾ zeigen, welche entdeckten, daß, „wenn Arsensulfid mit der Mischung zweier Salze mit einwertigem Kation, oder zweier Salze mit zweiwertigem Kation ausgefällt wird, die Wirkungen der Salze sich einfach addieren; daß aber, wenn man mit der Mischung eines Salzes mit einwertigem und zweiwertigem Kation fällt, nicht eine Summation der Wirkungen, sondern eine gegenseitige Hemmung der Effekt ist.“ Höber und Gordon²⁾ konnten dies bestätigen und außerdem feststellen, daß die Wertigkeit des Anions ohne Einfluß auf die Wirkung ist.

Wie vorausbemerkt sei, stimmen die Ergebnisse der vorliegenden Versuche mit diesen Befunden völlig überein. Wir haben also im wesentlichen zwei Fälle zu unterscheiden: entweder liegt der Wert der in der Kombination erreichten Membranstärke zwischen denen, wie sie in den Einzellösungen der Salze auftreten würden, oder aber, er liegt außerhalb dieser Werte.

Den ersten Fall finden wir realisiert in der Wirkung von Gemischen, deren Komponenten zu der gleichen Gruppe von Salzen gehören:

	Membranstärke n. 3 Std.
Die Lösung enthält: 0,5 Mol Na_2SO_4	12
0,5 „ KCl	15
0,5 „ NaNO_3	20
0,5 „ Na_2SO_4 + 0,5 Mol NaNO_3	15
0,5 „ KCl + 0,5 Mol NaNO_3	20

Ogleich also die Gesamtkonzentration in den Gemischen (1 Mol) eine höhere ist wie in den Einzellösungen, geht die Membranstärke dennoch nicht unter den Wert in der schwächer wirkenden Einzellösung zurück. Das bei weitem größere Interesse beanspruchen jedoch diejenigen Erscheinungen, in denen die zweite der soeben genannten Möglichkeiten — nämlich, daß die Membran in der Kombination geringere Dicke besitzt als in jeder der Komponenten — verwirklicht ist.

Die geringe Membranstärke entspannter Zellen in Seewasser, im Gegensatz zu der in Chlornatriumlösungen, legte die Vermutung nahe, daß die gleichzeitige Anwesenheit verschiedener Salze im Meerwasser dessen eigenartige Wirkung auf die Membran bedinge.

Es wurden daher Versuche angestellt mit Lösungen, in denen die fünf Hauptbestandteile des Seesalzes enthalten waren, und zwar in der gleichen Konzentration wie im Ostseewasser³⁾ (1,7 % NaCl, 0,22 % MgCl_2 , 0,13 % MgSO_4 , 0,064 % CaCl_2 , 0,048 % KCl). Versuche mit 5 Lösungen, in deren jeder eines der soeben genannten Salze ausgelassen war, ergaben, daß in der Ca-freien Lösung eine bedeutende Zunahme der Membranstärke von Chaetomorpha auftrat.⁴⁾ Daraufhin

¹⁾ Linder u. Picton, Journ. Chem. Soc. 67 (1895) p. 63 zitiert nach:

²⁾ Höber und Gordon, Hofm. Beitr. Bd. V (1904) p. 439.

³⁾ Berechnet nach Loeb: Oppenheimer, Handbuch d. Bioch. II, 1 (119).

⁴⁾ Es wurde das wasserfreie (alkalisch reagierende) CaCl_2 verwendet. Da indessen zur Zeit dieses Versuches der bedeutende Einfluß der OH^- noch nicht erkannt war, wurde verabsäumt, die Reaktion der Lösungen zu prüfen.

wurden Kombinationen von CaCl_2 und NaCl in verschiedenen Verhältnissen und Konzentrationen untersucht. Zur Verwendung gelangten die garantiert reinen Salze von Kahlbaum, deren Reaktion durch elektrometrische Messung wiederholt festgestellt wurde.

Es war für

$$1/1 \text{ n NaCl} : p_H = 6,6^1)$$

$$1/10 \text{ n NaCl} : \text{,,} = 6,45$$

$$1/1 \text{ n CaCl}_2 : \text{,,} = 6,3$$

$$1/10 \text{ n CaCl}_2 : \text{,,} 6,6.$$

Das Ergebnis der Versuche war folgendes:

Tabelle A.

Mol CaCl_2 auf 100 Mol NaCl	∞	60	42	25	11	5	2,5	1	0,5	0,25	0,1	0
$\frac{\text{ccm } 0,5 \text{ Mol CaCl}_2}{\text{ccm } 0,5 \text{ Mol NaCl}}$	10/0	4/6	3/7	2/8	1/9	0,5/9,5	0,25/9,75	0,1/9,9	0,05/9,95	0,025/9,975	0,01/9,99	0/10
Membranstärke nach $1\frac{1}{2}$ Std.	—	3	3	3,5	3,6	4	6,6	—	—	—	—	—
„ „ 3 „	3,5	—	—	—	—	4,25	—	7,5	9	12*	15	> 15

Tabelle B.

Mol CaCl_2 auf 100 Mol NaCl	∞	60	42	25	11	5	4	2	1	0
$\frac{\text{ccm } 1 \text{ Mol CaCl}_2}{\text{ccm } 1 \text{ Mol NaCl}}$	10/0	4/6	3/7	2/8	1/9	0,5/9,5	0,4/9,6	0,2/9,8	0,1/9,9	0,0/10
Membranstärke nach 3 Std.	3,5	4,6	4,9	5,5	5,0	4,3*	4*	5*	6*	10*
„ „ 17 „	7	5†	8†	10†	13†	13†	—	—	—	—

Bezieht man die obigen Mischungsverhältnisse auf die Konzentration der Einzelsalze in Mol, so ergibt sich, daß in allen Lösungen das NaCl in einer Konzentration vorhanden ist, die für sich allein eine Verquellung der Membran bedingen würde. Andererseits würde der Gehalt an CaCl_2 — dessen Grenzkonzentration in reiner Lösung ca. 0,2 Mol beträgt — erst in den Mischungen 4/6 der Tabelle A, bzw. 4/6, 3/7, 2/8 der Tabelle B ausreichen, um keine Zunahme der Membranstärke aufkommen zu lassen. Wie aber eine Betrachtung der Tabellen zeigt, ist bereits bei $\frac{0,025 \text{ Mol CaCl}_2}{0,47 \text{ Mol NaCl}}$ (Tabelle A) bzw. $\frac{0,04 \text{ Mol CaCl}_2}{0,96 \text{ Mol NaCl}}$ (Tab. B) die Quellungsgrenze erreicht. Mithin tritt in einer NaCl -Lösung, die etwa den 20. Teil einer äquivalenten Menge Calciumchlorid enthält, innerhalb der gewählten Versuchsdauer keine wesentliche Zunahme der Membranstärke auf, obgleich dabei die Konzentration des Calciumchlorids noch unter der Grenzkonzentration für die Lösung des reinen Salzes liegt.

In dem zweiten der soeben genannten Versuche erkennt man ferner, daß die Quellungsgröße vom optimalen Mischungsverhältnis nicht nur nach rechts, sondern auch nach der linken

¹⁾ Die Reaktion ist also eine Spur sauer. Es ist dies für den Ausfall der Versuche indessen ohne Bedeutung, da erstens die Reaktion beider Salze (also auch der Mischungen) stets die gleiche ist, und da zweitens die Membran in einer reinen Lösung von CaCl_2 trotz dieser sauren Reaktion nicht verquillt.

Seite hin um ein Geringes zunimmt, um dann bei weiter steigendem Gehalt der Lösungen an CaCl_2 wieder abzunehmen. Daß dieser Quellungsverlauf nicht etwa auf Zufälligkeiten in der Messung zurückzuführen ist, wird sich in einem späteren Versuch zeigen, bei dem diese Verhältnisse weit deutlicher in die Erscheinung treten, weshalb auch dort noch einmal auf den vorliegenden Fall zurückzukommen sein wird.

Ein Zeichen dafür, daß der Einfluß der Kombination von Ca und Na auf den Quellungs-
zustand seinem Wesen nach eine Neutralsalzwirkung ist, liegt auch darin, daß bei längerer Ver-
suchsdauer die Membranstärke in der Kombination mit der gleichen Geschwindigkeit zunimmt,
wie in einer reinen Lösung von CaCl_2 :

Die Lösung enthält	Membranstärke nach				
	1 Std.	2 Std.	3 Std.	18 Std.	24 Std.
0,5 Mol CaCl_2	3	3	5	6,5	10
0,5 Mol NaCl	7,5	10	15	15	15
0,5 Mol CaCl_2 + 0,5 Mol NaCl	3	3	5	6	10

Weitere Versuche mit Kombinationen von anderen Na-Salzen mit CaCl_2 hatten folgendes Ergebnis:

Die Lösung enthält	Membran- stärke nach 3 Std.	Die Lösung enthält	Membran- stärke nach 3 Std.	Die Lösung enthält	Membran- stärke nach 3 Std.
0,05 Mol CaCl_2 . .	8	0,05 Mol CaCl_2 . .	8	0,05 Mol CaCl_2 . .	8
0,95 „ Na_2SO_4 . .	10	0,95 „ NaCl . . .	15	0,95 „ NaNO_3 . .	20
0,05 „ CaCl_2 und		0,05 „ CaCl_2 und		0,05 „ CaCl_2 und	
0,95 „ Na_2SO_4 . .	3,5	0,95 „ NaCl . . .	4,3	0,95 „ NaNO_3 . .	10

Man ersieht, daß das Verhalten des Na_2SO_4 dem des NaCl entspricht; dagegen liegt beim NaNO_3 in den geprüften Konzentrationen der Wert der Membranstärke in der Kombination zwischen dem in den Einzelsalzlösungen. Die Analogie zwischen dem einwertigen Cl' und dem zweiwertigen SO_4'' beweist, daß die verschiedene Wertigkeit der Anionen keine prinzipiellen Unterschiede in der Wirkung auf die Quellung bedingt. Außerdem zeigt ein Vergleich der zweiten und dritten Reihe dieser Tabelle, daß die Reihenfolge der Anionen (SO_4'' Cl' NO_3') nicht nur bei den einzeln gelösten Salzen, sondern auch in der Kombination derselben mit dem Ca-Salz hervortritt. Dabei zeigt sich in der Na_2SO_4 -Lösung die geringste Membranstärke, obgleich der Ca-Gehalt dieser Lösung infolge ausfallenden Gipses nur dem einer gesättigten CaSO_4 -Lösung (= 0,02 Mol) entspricht.

Ersetzt man das NaCl der vorigen Versuche durch eines der übrigen Salze der Alkali-
gruppe, so tritt auch dann eine Herabminderung der Membranstärke gegenüber dem betr.
Salz in reiner Lösung auf.

$\frac{\text{ccm 1 Mol CaCl}_2}{\text{ccm 1 Mol KCl}}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/9	0,5/9,5	0,25/9,75	0/10
Membranstärke nach 3 Std.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,5	4,5	5	10
$\frac{\text{ccm 1 Mol CaCl}_2}{\text{ccm 1 Mol KNO}_3}$	—	—	—	—	—	5/5	4/6	3/7	2/8	1/9	0,5/9,5	—	0/10
Membranstärke nach 3 Std.	—	—	—	—	—	6	7	10	10	10	10	—	10
$\frac{\text{ccm 1 Mol CaCl}_2}{\text{ccm 1 Mol LiCl}}$	—	—	—	—	—	5/5	4/6	3/7	2/8	1/9	—	—	0/10
Membranstärke nach 3 Std.	—	—	—	—	—	3	3	7	7	10	—	—	15 ²
$\frac{\text{ccm 1 Mol CaCl}_2}{\text{ccm 1 Mol NH}_4\text{Cl}}$	10/0	9/1	8/2	7/3	6/4	5/5	—	—	—	—	—	—	0/10
Membranstärke nach 3 Std.	3,5	5	5	7	7	10	—	—	—	—	—	—	15

Eine Betrachtung der Tabelle läßt erkennen, daß die Membranstärke in der Kombination $\frac{\text{CaCl}_2}{\text{KCl}}$ analog dem NaCl \times CaCl₂-Gemisch unter den in den Einzellösungen erreichten Werten liegt. Für die Grenzkonzentration war:

0,05 CaCl ₂	8
0,95 KCl	10
0,05 CaCl ₂ \times 0,95 KCl	4,5

In den übrigen Versuchen nimmt jedoch die Membranstärke einen Wert an, der zwischen denen in den reinen Salzlösungen erreichten liegt, da bereits in dem Mischungsverhältnis $\frac{2}{3}$ die CaCl₂-Konzentration ausreichend ist, um für sich allein die Quellung hintanzuhalten.

Hatten wir bei Betrachtung der Wirkung einzelgelöster Salze auf den Quellungszustand der entspannten Membran eine große Übereinstimmung in dem Einfluß der drei Erdalkalien gefunden, so gilt das Gleiche auch hier für die NaCl-Kombinationen dieser Salze.

Mol auf 100 Mol NaCl	∞	100	60	42	25	11	5	0
$\frac{\text{ccm 1 Mol BaCl}_2}{\text{ccm 1 Mol CaCl}_2}$	10/0	—	4/6	—	2/8	1/9	0,5/9,5	0/10
Membranstärke n. 1 Std.	3	—	3,3	—	3,4	3,5	3,5	8
„ „ 3 „	3,5	—	3,8	—	3,8	4	12	15
„ „ 15 „	10	—	10	—	10	10	10	15
$\frac{\text{ccm 1 Mol SrCl}_2}{\text{ccm 1 Mol NaCl}}$	10/0	5/5	4/6	3/7	2/8	1/9	0,5/9,5	0/10
Membranstärke n. 3 Std.	3,5	3,5	3,5	3,5	4	4	7	15

Grenzkonzentrationen: BaCl₂ allein = 0,5 Mol

BaCl₂ NaCl = 0,1 „ BaCl₂

SrCl₂ allein = 0,5 „

SrCl₂ \times NaCl = 0,1 „ SrCl₂

Sodann seien einige Versuche mit Mg-Salzen aufgeführt:

Membranstärke nach 3 Stunden in

0,5 Mol MgCl_2 8	0,5 Mol MgCl_2 8	0,5 Mol MgCl_2 8	0,5 Mol MgSO_4 12
0,5 „ NaCl 10	0,5 „ NH_4Cl 15	0,05 „ CaCl_2 6,5	0,5 „ NaCl 10
0,5 „ MgCl_2 } 8	0,5 „ MgCl_2 } 10	0,5 „ MgCl_2 } 4	0,5 „ MgSO_4 } 10
+0,5 „ NaCl }	+0,5 „ NH_4Cl }	+0,05 „ CaCl_2 }	+0,5 „ NaCl }

Die Versuche zeigen, daß in den untersuchten Kombinationen des Magnesiums mit Salzen der Alkalien die Quellungsgröße der Membran einen mittleren Wert darstellt zwischen der in den einzeln gelösten Salzen, jedenfalls aber nicht unter den Wert des schwächer wirkenden Salzes sinkt. Dagegen tritt in den Kombinationen $\text{MgCl}_2 \times \text{CaCl}_2$ eine merklich geringere Membranstärke auf, als in jeder der Komponenten. So scheint auch hier das Magnesium, trotz seines zweiwertigen Ions in seiner Wirkung derjenigen der Alkalien zuzueignen.

Die Erscheinung, daß die in einer Kombination erreichte Membranstärke weit geringer ist als die in jedem der einzeln gelösten Bestandteile, tritt am deutlichsten in Kombinationen von NaCl mit MnSO_4 und ZnSO_4 hervor. Versuche an stark hydrolytisch gespaltenen Salzen wie $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ ergaben naturgemäß durch den Gehalt derselben an freien H-Ionen ($\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$: $p_H = 2,3$) eine starke Verquellung. Anders verhalten sich Zink- und Mangansulfat. In einer reinen ZnSO_4 -Lösung nimmt die Membran von Chateomorpha bedeutend an Dicke zu, wie der auf Seite 143 angegebene Versuch zeigt. Wurden nun Konzentrationsstufen von diesem Salz hergestellt, deren jede neben dem ZnSO_4 9,5 Mol NaCl enthielt, so lieferte die Messung der Membranstärken folgendes eigenartige Ergebnis:

Die Lösung enthält 0,5 Mol NaCl und ZnSO_4

Mol	0,0	0,001	0,005	0,01	0,025	0,05	0,1	0,125	0,2	0,25	0,5	1	1,5	3
Membranstärke nach 1 Std.	10	5	5	4	4	3,5	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 3 „	10	7	4	3,5	3,5	3,5	5,5	7	10	11	15	15	11	7
ZnSO_4 allein	—	—	—	—	—	15†	15†	—	—	—	—	15†	—	8

Es zeigt also die Membran in einer Lösung von 0,5 Mol NaCl , bei gleichzeitiger Anwesenheit einer sehr geringen Menge (0,01 Mol) Zinksulfat fast die gleiche Stärke wie im Seewasser, obgleich die beiden Komponenten dieses Gemisches, jede für sich allein gelöst, einen bedeutend höheren Quellungsgrund bedingen würden.

Sehr bemerkenswert ist nun, daß bei der ZnSO_4 -Konzentration (von ca. 0,1 Mol ab) die Membranstärke von neuem wächst und eine bedeutende Größe erreicht, um erst in konzentriertem ZnSO_4 wieder ein wenig abzunehmen.

Wahrscheinlich ist diese nochmalige Zunahme der Membranstärke — wie überhaupt der bedeutend höhere Quellungsgrad in reinen ZnSO_4 -Lösungen — der deutlich wahrnehmbaren hydrolytischen Spaltung dieses Salzes (1 Mol ZnSO_4 : $p_H = 5,3$) zuzuschreiben, deren Wirkung sich mit zunehmender Konzentration natürlich vergrößert.

Es erschien nun noch wünschenswert, festzustellen, welche Wirkung eine größere oder geringere Menge als 0,5 Mol NaCl, mit ZnSO_4 kombiniert, haben würde.

Die Lösung enthält 0,25 Mol NaCl und

Mol ZnSO_4	0,0	0,0005	0,0025	0,005	0,0125	0,025	0,05	0,0625	0,1	0,125	0,5	0,75
Membranstärke n. 1 Std.	6($\frac{1}{2}$ †)	6*	5*	4*	4*	3*	5†	5,5†	6+	7,5*	15†	10†
„ 3 „	15†	10($\frac{1}{2}$ †)	6,5*	4,5*	4*	4*						
„ 14 „	—	15†	15†	15†	15†	9*						

Die Lösung enthält 0,125 Mol NaCl und

Mol ZnSO_4	0,0	0,00025	0,00125	0,0025	0,00625	0,0125
Membranstärke nach 3 Std.	15†	15†	15†	12†	10†	6($\frac{1}{2}$ †)

Die Lösung enthält 0,05 Mol ZnSO_4 und

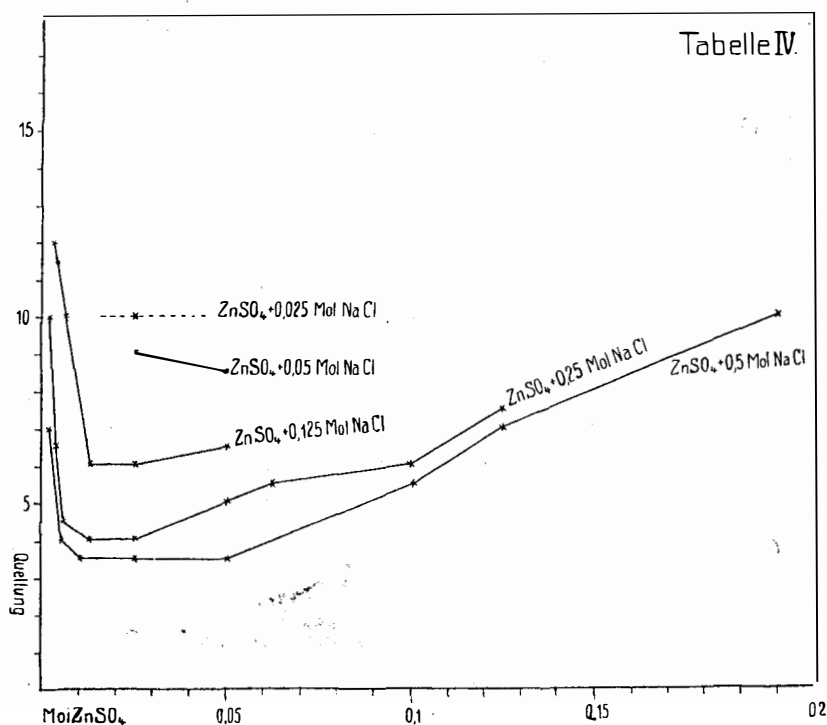
Mol NaCl	0,05	0,1	0,25	1,0	2	5
Membranstärke nach 3 Std.	8,5†	7†	5($\frac{1}{2}$ †)	3,5*	4*	4,5*

Die Lösung enthält 0,025 Mol ZnSO_4 und

Mol NaCl	0,025	0,05	0,125	0,5	1,0	2,5
Membranstärke nach 3 Std.	10†	9	6	4	4	4

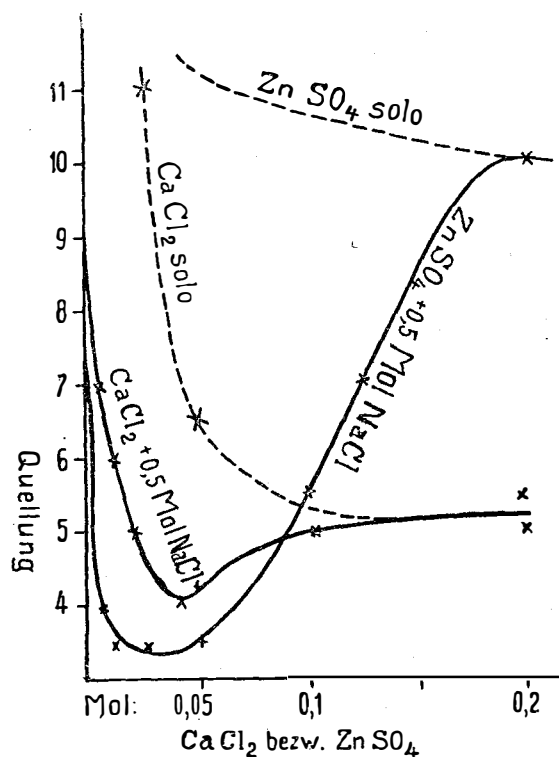
Die Ergebnisse dieser Versuche sind auf nebenstehender Tabelle in Form von Kurven wiedergegeben. Man ersieht daraus, daß das Optimum der Wirkung des ZnSO_4 bei ungefähr 0,025 Mol liegt und zwar für verschiedene Konzentrationen des NaCl.

Mit wachsendem Gehalt der Lösung an NaCl nimmt also — bei gleichbleibender Konzentration des ZnSO_4 — die Stärke der Membran ab. Bei 0,5 Mol NaCl und der optimalen (0,025 Mol) Dosis ZnSO_4 hat sie ihr Minimum erreicht; die Differenz gegenüber der in Seewasser befindlichen Membran ist alsdann kaum meßbar. Um die Übersichtlichkeit der Tabelle nicht zu beeinträchtigen, sind die Werte für Kombinationen mit mehr als 0,5 Mol NaCl nicht eingetragen. Wie aus den oben wiedergegebenen



Versuchsprotokollen ersichtlich, liegen sie der Kurve $\text{ZnSO}_4 \times 0,5 \text{ Mol NaCl}$ sehr nahe. Die Šchenkel der Kurven werden mit steigender Konzentration des NaCl — sofern die Konzentration des ZnSO_4 die Werte der Tabelle nicht wesentlich überschreitet — sich dem Normalwert der Membrandicke immer mehr nähern, da dann die überwiegende Menge des NaCl, in dessen konzentrierter Lösung die Membrandicke relativ gering ist, ihren Einfluß geltend macht. Hier ist nun auch der Ort, an welchem wir den Quellungsverlauf an der früher behandelten $\text{NaCl} \times \text{CaCl}_2$ -Kombination durch Vergleich mit dem der $\text{NaCl} \times \text{ZnSO}_4$ -Mischung deutlicher erkennen

können. Nebenstehende Skizze möge dies näher veranschaulichen.



Wie ersichtlich, ist die nochmalige Steigung der $\text{NaCl} \times \text{CaCl}_2$ Kurve (zwischen 0,05 und 0,2 Mol) wenig ausgeprägt. Das tatsächliche Vorhandensein derselben wird aber bedeutend wahrscheinlicher gemacht beim Hinblick auf den Verlauf der Quellung in der $\text{ZnSO}_4 \times \text{NaCl}$ Kombination. Der qualitative Verlauf beider Kurven ist der gleiche, nur ist bei letzterer die Steigung wegen der bedeutenden Größe derselben mit voller Sicherheit festzustellen.

Eine Übereinstimmung der beiden Kombinationen liegt ferner darin, daß beide bei ungefähr der gleichen Konzentration der zweiwertigen Komponente ihr Optimum haben ($\text{ZnSO}_4 \times \text{NaCl}$: ca. 0,025 Mol; $\text{CaCl}_2 \times \text{NaCl}$: ca. 0,04 Mol).

Auch in Gemischen anderer einwertiger Kationen mit der optimalen Dosis ZnSO_4 tritt geringere Membranquellung auf, als in den reinen Lösungen der betreffenden Salze:

Die Lösung enthält 0,05 Mol ZnSO_4 und 0,5 Mol

	NH_4Cl	LiCl	KCl	NaCl	KNO_3	NaNO_3
Membranstärke nach 3 Std.	12	6	4	3,5	5	4
In reiner Salzlösung . . .	>15	>15 †	>15	>15	>15	>15

Nicht so ausgeprägt, wie die Wirkung des ZnSO_4 ist die Kombination mit NaCl, obgleich in der reinen Lösung des Mangansulfats die Membranstärke geringer ist, als in einer gleich konzentrierten ZnSO_4 -Lösung. Im folgenden Versuch wurde nur eine Konzentration von 0,05 Mol MnSO_4 angewendet.

Einzellösung Mol NaCl	Membranstärke		Kombination 0,05 Mol MnSO ₄ + Mol NaCl	Membranstärke	
	n. 1 Std.	n. 3 Std.		n. 1 Std.	n. 3 Std.
—	—	—	0,0 (also MnSO ₄ allein)	8*	15†
0,1	20	20	0,1	6*	10* (5)
0,5	8	15	0,5	3,75*	7* (4)
1,0	8	15	1,0	5*	6* (3)

Die eingeklammerten Werte beziehen sich auf *Chaetomorpha Melagonium*.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß der Verlauf der Membranquellung in einem Gemisch zweier Neutralsalze zweifacher Art ist. In einem Fall liegt der Wert der in der Kombination bestehenden Membrandicke zwischen denen, wie sie die betreffenden Salze, allein gelöst, hervorrufen würden; dies trifft z. B. für eine Kombination zweier Alkalisalze zu. Sodann aber kann die Quellungsgröße in der Kombination einen weit geringeren Betrag annehmen, als in jeder der Einzel-Komponenten, wie die Versuche an Kombinationen von NaCl mit CaCl₂ oder ZnSO₄ zeigen.

5. Ergebnisse der Quellungsversuche.

Wenn wir nun die gewonnenen Ergebnisse überblicken, um einige allgemeine Schlüsse daraus zu ziehen, so haben wir zuerst noch einmal die Bedingungen, unter denen diese Vorgänge sich abspielen, ins Auge zu fassen. Zunächst ist zu beachten, daß unser Versuchsobjekt, die Membran von *Chaetomorpha*, nicht einen einheitlichen Stoff, sondern ein komplexes und organisiertes Gebilde darstellt (vgl. pag. 135), dessen einzelne Teile sich sowohl in der Quellungs-fähigkeit, wie auch im Quellungsverlauf den angewendeten Agenzien gegenüber verschieden verhalten werden.

Sodann müssen wir die Membran der Alge, wie sie uns zum Versuch vorliegt, als ein gleichsam mit Seewasser vorbehandeltes Objekt bezeichnen. Dieser Umstand ist um so wichtiger, als wir im Meerwasser ein kompliziertes Gemisch der verschiedensten Stoffe vor uns haben, sodaß die Beantwortung der Frage, welcher Art die Wirkung auf die Membransubstanz im einzelnen ist, mit großen Schwierigkeiten verknüpft sein wird.

Dazu kommt, daß sich die Membran seit ihrem Entstehen unter dem Einfluß des Seewassers befand, und daß daher die von den Salzen desselben herrührenden physikalischen und chemischen Einflüsse auf die Membransubstanz, außer in den hier nicht in Betracht kommenden irreversiblen und rasch reversiblen, auch in solchen Veränderungen derselben bestehen werden, die beim Ersatz des Seewassers durch ein anderes Medium erst allmählich zurückgehen und daher auf den Verlauf der angestellten Versuche nicht ohne Einfluß sind.

Verbringen wir nun die im Seewasser befindlichen Membran in ein anderes Medium, so muß der Einwirkung desselben ein Diffusionsvorgang parallel gehen, derart, daß die in der

Membran befindlichen (ihrem quantitativen Verhältnis nach durch die Zusammensetzung des Meerwassers bedingten) Stoffe einen Konzentrationsausgleich mit der umgebenden Lösung eingehen. Die Dauer dieses Ausgleiches kann nun unter Umständen viel größer sein, als die Zeit, welche die neue Lösung braucht, um in die Membran einzudringen. Von einem Endzustand werden wir aber erst dann sprechen können, wenn beide Vorgänge sich abgespielt haben.

Man könnte nun fragen, weshalb unter diesen Umständen nicht die in destilliertem Wasser befindliche Membran als Ausgangsmaterial für die Versuche verwendet wurde. Dem ist zu entgegen, daß in destilliertem Wasser infolge der starken Quellung eine Trennung der einzelnen Membranschichten stattfindet (vgl. p. 137), der zufolge die Membran an den verschiedenen Teilen der Zelle eine ungleiche Stärke besitzt¹⁾. Eine weit größere Schwierigkeit liegt aber in der Irreversibilität der Quellungserscheinung in destilliertem Wasser. Denn, wenngleich die Quellung der Membranzwischensubstanz — der wahrscheinlich die aktive Rolle bei diesem Vorgang zufällt — immerhin zurückgeht, können dennoch die bei der Verquellung dislocierten Membranschichten dem nicht ohne weiteres folgen. Da wir aber den Quellungszustand der Zwischensubstanz nur mittelbar — an dem Abstände der Membranschichten — wahrnehmen, können wir nur die eine Richtung des Vorganges, die Quellung, nicht aber die entgegengesetzte, die Schrumpfung der Membran beobachten.

Mithin mußten wir in unseren Versuchen die im Seewasser befindliche „normale“ Membran als Ausgangsobjekt nehmen. Aber auch für die zahlenmäßige Bewertung der verschiedenen Quellungsgrade waren wir genötigt, die Dicke der normalen, entspannten Membran als Grundlage anzunehmen, da, wie mehrfach erwähnt, die Membranstärke in destilliertem Wasser quantitativ nicht meßbar war.

Ferner haben wir noch folgendes zu beachten. Es war bereits (pag. 140) erwähnt worden, daß die Quellungsgröße der Membran nach drei Stunden nicht den Endzustand des Quellungs Vorganges darstellt und daß wir daher mit unserer Methode nur die relative Quellungs geschwindigkeit in den einzelnen Salzlösungen feststellen.²⁾

Über die Quellungsgröße, die dann besteht, wenn der Endzustand erreicht ist, sagen die nach drei Stunden gefundenen Werte also nichts aus; es sei denn, daß der Endzustand innerhalb der gewählten Beobachtungszeit bereits eingetreten ist und außerdem weit unterhalb der Quellungsgröße in destilliertem Wasser (d. h. also im Bereich der quantitativen Meßbarkeit liegt.³⁾

¹⁾ Darauf fußende Versuche könnten also höchstens in qualitativer Beziehung Vergleiche untereinander zu lassen.

²⁾ Daß diese Geschwindigkeit nicht etwa dem schnelleren oder langsameren Eindringen des Salzes in die Membran ohne weiteres gleichzusetzen ist, zeigt sich daran, daß die Plasmolyse — also das Vordringen des Salzes durch die Membran bis zum Protoplasma — in einer eben plasmolysierenden Lösung von 1 Mol CaCl_2 und 1 Mol NaCl in der gleichen Zeit von 5 Minuten erfolgt. Das Salz ist während dieser Zeit also in der vollen Konzentrationsstärke bis zum Protoplasma vorgedrungen, obgleich die Geschwindigkeit der Membranquellung in beiden Lösungen sehr verschieden groß ist.

³⁾ Diese Bedingung trifft nur für Laugen, alkalisch reagierende Salze und einige gesättigte Lösungen zu.

Unter Berücksichtigung dieser Umstände können wir die gewonnenen Ergebnisse etwa folgendermaßen formulieren:

Die entspannte Membran von Chaetomorpha strebt in Säuren, destilliertem Wasser und neutralen Salzlösungen¹⁾ einem Maximum der Quellung zu, dessen quantitativer Betrag jedoch nicht meßbar ist wegen der Trennung der Membranschichten.

Die Geschwindigkeit der Verquellung ist bei weitem die größte in wässerigen Säurelösungen bei starker Verdünnung derselben. Hier erreicht sie nach wenigen Sekunden den Endzustand. Weniger rasch geht die Quellung in destilliertem Wasser und verdünnten Salzlösungen vor sich.

Mit zunehmender Konzentration der Lösung nimmt die Quellungsgeschwindigkeit ab. Ferner hängt sie ab von der Art des gelösten Salzes. Bei den Neutralsalzen üben sowohl die Anionen, als auch die Kationen einen Einfluß auf die Quellungsgeschwindigkeit aus. Nach der Beschleunigung der Quellung lassen sich die Anionen in folgende aufsteigende Reihe ordnen: $\text{OH} \ll \text{SO}_4 < \text{acetat} < \text{Cl} < \text{NO}_3$. Die Kationen der Salze lassen sich nach der Geschwindigkeit des Quellungsverlaufes folgendermaßen gruppieren:



Dabei ist die Beschleunigung der Quellung bei den Salzen der Alkalien und des Magnesiums weit stärker, als bei denen der Erdalkalien. Für die Wirkung einer Kombination zweier Neutralsalze kommen zwei Fälle in Betracht. Entweder ist die Quellungsgeschwindigkeit in der Kombination gleich dem Mittelwert aus den Quellungsgeschwindigkeiten der Einzelsalze, oder aber sie ist geringer wie in jeder der einzeln gelösten Komponenten. Letzterer Fall, den wir als eine antagonistische Wirkung bezeichnen können, tritt häufig dann ein, wenn die Kationen (nicht die Anionen) der beteiligten Salze eine verschiedene Wertigkeit besitzen.

Eine gesonderte Stellung in der Quellungswirkung nehmen die freien OH-Ionen ein. Vorausgesetzt, daß sie in der erforderlichen Konzentration (doch genügt schon eine sehr minimale Menge) vorhanden sind, ist die Quellungsgeschwindigkeit in der betreffenden Lösung gleich Null, d. h. die Stärke der normalen Membran bleibt unverändert. Wir haben es in diesem Fall also nicht nur mit einer Verzögerung, sondern mit der völligen Hinderung der Quellung zu tun; im Gegensatz zu der Wirkung der H-Ionen, die die größte Quellungsgeschwindigkeit bedingen.

Versuchen wir nun, im Hinblick auf diese Verhältnisse, die Wirkungsweise des Seewassers auf die Membran zu beurteilen. Dazu ist besonders auf einen Versuch (p. 136) hinzuweisen, der zeigt, daß die Membranstärke im Seewasser auch bei längerer Versuchsdauer konstant bleibt. Da nur die Behandlung mit Laugen und alkalisch reagierenden Salzen das gleiche

¹⁾ Mit Ausnahme der gesättigten Lösungen einiger Salze.

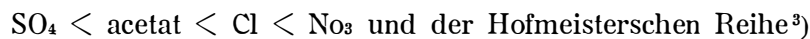
Ergebnis lieferte, liegt der Schluß nahe, daß die geringe Quellungswirkung des Meerwassers wahrscheinlich der schwach alkalischen Reaktion desselben zuzuschreiben ist¹⁾.

Vielleicht spielen auch die stets im Meerwasser anwesenden geringen Mengen von Ca-Salzen eine Rolle, indem sie die durch das NaCl bewirkte Quellungsgeschwindigkeit antagonistisch beeinflussen. Doch zeigt ein Vergleich der Mengen dieser Ca-Salze im Ostseewasser (0,0058 Mol) mit den (p. 151) mitgeteilten Tabellen, daß der Ca-Gehalt des Meerwassers im Verhältnis zu dem Gehalt an NaCl nicht ausreichen würde, um die Geschwindigkeit der Membranquellung im NaCl herabzusetzen²⁾. Aber selbst wenn dies der Fall wäre, würde die Quellungsgeschwindigkeit noch relativ groß sein. Denn wie der (auf p. 152) angeführte Versuch zeigt, erreicht auch in der Kombination von NaCl mit CaCl₂ — in welcher nach dem beobachteten Intervall die normale Membranstärke besteht — die Quellungsgeschwindigkeit nicht dem niederen Wert des Seewassers. Da indessen Kombinationen von mehr als zwei Salzen in den vorliegenden Versuchen nicht geprüft wurden, ist es nicht ausgeschlossen, daß die Anwendung von Lösungen, die mehrere Salze des Meerwassers gleichzeitig enthalten, in dieser Beziehung zu günstigeren Resultaten führen würde.

6. Ausblicke.

Versuchen wir nun, die Beziehungen aufzufinden, die die gewonnenen Ergebnisse zu den Befunden bieten, wie sie von anderer Seite über die Einwirkung gelöster Stoffe auf geformte und ungeformte Substanz gemacht worden sind, um einige Ausblicke daran zu schließen.

Zunächst sei die schon erwähnte Übereinstimmung angeführt zwischen der Reihenfolge der Anionen in Bezug auf die Quellung der Algenmembranen:



Indessen wäre es nicht angebracht, hieraus weitgehende Schlüsse ziehen zu wollen, da einerseits Hofmeister ein ungeformtes Material, die Gelatine, verwendete, während unser Objekt, die Algenmembran, ein kompliziertes Gebilde darstellt; und da andererseits, wie bereits betont, unsere Versuche eine Messung der relativen Quellungsgeschwindigkeit darstellen, während Hofmeister die maximale Quellungsgröße — also den Endzustand — bestimmte.

Die intensiv fördernde Wirkung der H-Ionen, die Spiro⁴⁾ für die Quellung der Gelatine gefunden hat, konnte auch in den vorliegenden Versuchen festgestellt werden; dagegen steht die quellunghindernde Wirkung der OH-Ionen auf die Membran von Chaetomorpha in völligem Gegensatz zu den Befunden, von Spiro und Wolfgang Ostwald⁵⁾, die gleichfalls mit Gelatine

¹⁾ Messungen mit der Gaskette ergaben $p_H = 8$ für das Wasser der Aquarien, in denen die Algen sich befanden. Dem Meere frisch entnommene Proben ergaben $p_H = 6,65$. Diese Werte stimmen mit den Messungen von Sørensen (Bioch. Zeitschr. 24 p. 378) gut überein.

²⁾ Andererseits konnte ein Antagonismus Mg-Na nicht festgestellt werden (vgl. p. 154).

³⁾ Archiv f. exp. Path. u. Pharm. 28 (1891) 210.

⁴⁾ K. Spiro, über Lösung und Quellung von Colloiden. Hofm. Beitr. 5. 276.

⁵⁾ l. c. p. 563.

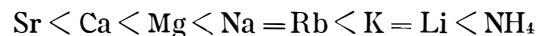
arbeiteten. Vielleicht aber ist ein Analogon zu den vorliegenden Ergebnissen zu suchen in der Angabe Spiros, daß die Quellung von Agar-Agar (der, als Florideen-Gallerte, den Membranstoffen von Chaetomorpha jedenfalls sehr nahe steht) bedeutend geringer sei, als die von Gelatine, und daß die Quellung der Hornhaut in Alkalien nur den vierten Teil von derjenigen in destilliertem Wasser betrage.

Da gemäß der eingangs (p. 133) mitgeteilten Methodik bei der Ausführung vorliegender Versuche neben den entspannten (also getöteten) Zellen stets auch eine größere Anzahl intakter Zellen vorhanden waren, so wurde außer auf den Quellungsverlauf auch auf die Giftwirkung der betr. Lösung geachtet. In den Tabellen ist daher häufig neben dem Wert für die Membranstärke auch die Angabe enthalten, ob das Protoplasma der intakten Zellen bei der Messung lebend (*) oder abgestorben (†) war.

Ein Vergleich dieser Angaben mit den betreffenden Membranstärken läßt erkennen, daß nicht selten ein Parallelismus besteht zwischen der Quellungsgröße und dem Grad der Giftwirkung. Besonders gilt dies für die Grenzkonzentrationen in freiem Alkali, sowie für die optimalen Mischungsverhältnisse der antagonistischen Kombinationen. Bei starker Verdünnung der Lösungen nimmt nicht nur die Quellung, sondern auch die Giftwirkung zu¹⁾.

Das Gesagte läßt sich vielleicht auch auf manche in der Literatur enthaltenen Angaben übertragen. Als Belege seien — ohne jeden Anspruch auf Vollständigkeit — einige Beispiele hervorgehoben.

So fand Wischmann²⁾ als Giftwirkung der Kationen auf Spirogyra die Reihenfolge:



die mit der Quellungsreihe für Chaetomorpha vollkommen übereinstimmt. Dagegen war die Reihenfolge der Anionen:

$\text{NO}_3 < \text{Cl} < \text{SO}_4$, d. h. in umgekehrter Folge wie für die Quellung³⁾.

Besonders schön gibt sich die Übereinstimmung in der Quellung- und Giftwirkung zu erkennen in dem Einfluß der OH-Ionen. Daß eine schwach alkalische Reaktion der umgebenden Lösung in vielen Fällen für das Gedeihen der Organismen notwendig ist, beweisen zahlreiche, in der Literatur vorhandene Angaben. Osterhout⁴⁾ und Endler⁵⁾ setzen ihren „physiologisch ausgeglichenen“ Lösungen stets eine geringe Menge Alkali zu in Form von

¹⁾ Daß das Absterben der Zelle in diesem Falle nicht etwa ursächlich an die Verquellung der Membran geknüpft ist, bewiesen mir Versuche an Spirogyra (deren Membran nicht quellungsfähig ist), die bei dem gleichen Minimum der OH-Ionen-Konzentrationen, bei dem die marinen Algen abstarben, eine Degeneration der Chromatophoren aufwies.

²⁾ J. Wischmann, Über die Giftwirkung verschiedener Electrolyte und Electrolytgemische auf Spirogyra. Diss. Kiel 1910.

³⁾ Über derartige Umkehrung von Reihen durch äußere Einflüsse vgl. Höber, Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkungen. Hofm. Beitr. z. chem. Phys. u. Path., Bd. 11, pag. 50.

⁴⁾ W. J. V. Osterhout, On the importance of physiologically balanced solutions for plants. Bot. Gazette, 42 (1906), 130.

⁵⁾ J. Endler, Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. Biochem. Zeitschr., 42. Heft 6.

NaHCO_3 . Das Gleiche geschieht bei der Herstellung der Ringer'schen Lösung¹⁾. Und wenn Traube-Mengarini angibt²⁾, daß die schädliche Wirkung des NaCl auf eine Infusorium (Opalina) durch Zusatz von Karbonat aufgehoben wird, so entspricht dies wohl völlig dem auf Seite 148 mitgeteilten Versuch an Chaetomorpha, d. h. die entgiftende Wirkung ist nicht dem Anion oder dem Kation, sondern lediglich der alkalischen Reaktion des Salzes zuzuschreiben.

Ganz besonders ist für das Gedeihen der Meeresalgen ein gewisser Grad der Alkaleszens des umgebenden Mediums erforderlich. Zwar erwähnt Osterhout³⁾ mehrere Formen (Lyngbya aestuarii, Enteromorpha Hopkirkii und auch Florideen), die monatelang in destilliertem Wasser leben können, vorausgesetzt, daß das Wasser frei ist von Metallsalzen. Diese Bedingung suchte Osterhout zu erreichen durch Destillation des Wassers in Glasgefäßen. Hierbei ist aber mit der Möglichkeit zu rechnen, daß durch Aufnahme von Bestandteilen des Glases⁴⁾ (Kühler, Vorlage) das Destillat eine alkalische Reaktion annimmt. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Ungiftigkeit dieses Wassers gegenüber dem in Metallgefäßen destillierten auf den Gehalt an OH^- zurückzuführen ist.

Besonderes Interesse beanspruchen die Versuche über die Quellung der Algenmembran in Kombinationen von ein- und zweiwertigen Kationen, da, abgesehen von den bereits (p. 150) erwähnten Versuchen von Linder und Picton, soweit mir bekannt, in dieser Richtung bisher nur Untersuchungen an lebendem Material vorliegen. Über antagonistische Ionenwirkungen bei Pflanzen hat Osterhout eingehende Untersuchungen angestellt. Er fand, daß das Wachstum der Wurzeln von Weizenkeimlingen⁵⁾ durch Lösungen von Na-, K- und Ca-Salzen gehemmt wird, wenn jedes der Salze für sich allein geboten wurde, daß aber bei der Kombination im allgemeinen eine bedeutende gegenseitige Entgiftung auftritt. Doch tritt der Antagonismus Ca-Na viel stärker hervor als der von K-Na oder Mg-Na. Auch bemerkt Osterhout, daß der Antagonismus K-Na bei verschiedenen Algen ein sehr schwacher war⁶⁾. Was mit meinen Befunden insofern in Parallele steht, als ich einen ausgesprochenen Antagonismus Ca-Na fand; demgegenüber eine antagonistische Wirkung von Mg (K wurde nicht daraufhin untersucht) auf Na nicht nachweisbar war⁷⁾. J. Loeb⁸⁾ berichtet von ähnlichen Untersuchungen an tierischen Ob-

¹⁾ Vgl. Spiro in: Oppenheimer, Handb. d. B. II, 1, pag. 15.

²⁾ Traube-Mengarini, Azione del cloruro di sodio sulle opaline. Arch. di Fisiol, 4. Heft, 6. Ref.: Biochem. Zentralbl. 8 (1909), 19.

³⁾ W. J. V. Osterhout, The role of osmotic pressure in marine plants. Univ. of Calif. Publ. Botany. II, 1906, Ref.: Just, bot. Jahresbericht 1907, 1, pag. 708.

⁴⁾ Schmidt, pharmaceutische Chemie I, pag. 145.

⁵⁾ W. J. V. Osterhout, Die Schutzwirkung des Na für Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 46, 8 (1908), pag. 121.

⁶⁾ W. J. V. Osterhout, On the importance, cf. l. c.

Derselbe: The antagonistic action of potassium and magnesium. Bot. Gazette 45 (1908), pag. 117.

⁷⁾ Auch Loeb konnte eine Entgiftung von KCl durch MgCl_2 nicht feststellen (Bioch. Z. 32, 316).

⁸⁾ J. Loeb, Über den Einfluß der Konzentration der Hydroxylionen in einer NaCl -Lösung auf die relativ entgiftende Wirkung von K und Ca. Biochemische Zeitschrift Bd. 28, pag. 176.

Derselbe: Physiologische Ionenwirkungen. Oppenheimer, Handb. der Biochemie des Menschen und der Tiere, Bd. II, 1, 119 ff.

jekten, deren Ergebnisse den vorliegenden Befunden über die Membranquellung in zahlreichen Punkten entsprechen.

Hier sei nur (im übrigen unter Verweisung auf die mitgeteilte Literatur) die besonders auffallende Übereinstimmung erwähnt, die zwischen der antagonistischen Wirkung von ZnSO_4 und NaCl auf die Entgiftung des Funduluseies einerseits und die Herabsetzung der Quellungsgeschwindigkeit, wie sie im Vorliegenden gezeigt wurde, andererseits besteht.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, auf welche tieferen Ursachen die Beziehungen zurückgehen, welche zwischen der Quellungswirkung und der Giftwirkung gelöster Stoffe bestehen, so ist hier zunächst eine Vermutung zu erwähnen, die Loe b ausgesprochen hat¹⁾.

Er fand nämlich, daß die Entgiftung des NaCl durch Salze des Ba, Sr, Zn und Pb nur bei dem Ei von Fundulus, nicht aber bei dem ausgeschlüpften Fisch gelang. Bei diesem konnte die Entgiftung nur durch gleichzeitigen Zusatz von CaCl_2 und KCl erfolgen. Da nun das Ei im Gegensatz zum ausgeschlüpften Fisch von einer Membran umkleidet ist, glaubte Loe b, daß die Wirkung der antagonistischen Kombinationen auf das Ei in einer kombinierten Gerbwirkung der einzelnen Komponenten auf die Membran besteht, wodurch die Membran für die betreffenden Salze impermeabel wird.

Diese Vermutung Loe b s erfährt nun eine gewisse Stütze durch die in den vorliegenden Untersuchungen festgestellte Tatsache, daß der Quellungsverlauf in einer pflanzlichen Membran durch die gleichen Kombinationen verzögert wird. Doch ist nicht jede antagonistische Ionenwirkung an das Vorhandensein einer Membran gebunden. So tritt der Antagonismus Ca-Na auch an einer Reihe membranloser (also vor allem tierischer) Objekte zutage. Dagegen scheint die entgiftende Wirkung der Schwermetallsalze nur bei Anwesenheit einer Membran vor sich zu gehen. In diesem Fall wäre es auch verständlich, daß es Traube-Mengarini bei seinen Versuchen an Opalina nicht gelang, die entgiftende Wirkung der Metallsalze auf NaCl festzustellen, da jene Infusorien nicht völlig von einer Membran umschlossen sind.

Daß in der optimalen Konzentration keine Aufnahme des giftigen Salzes in die Zelle stattfindet, hat Sz ü c s festgestellt²⁾. Er wies die Hemmung der Cu-Aufnahme bei Gegenwart von Aluminium dadurch nach, daß bei der Behandlung mit Schwefelwasserstoff in diesem Fall kein Niederschlag von CuS_2 auftrat. Doch ist hier nicht zu entscheiden, ob die Membran, oder aber die Plasmahaut für das giftige Salz impermeabel ist.

¹⁾ J. Loe b, Über den Mechanismus der antagonistischen Salzwirkungen. Biochemische Zeitschr. 36, pag. 275.

²⁾ J. Sz ü c s, Exp. Beiträge zu einer Theorie der ant. Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, pag. 101.

Zusammenfassung.

1. Die genaue Bestimmung des osmotischen Druckes der Meeresalgen ist bei vielen derselben, besonders bei den Florideen unmöglich, da durch die Quellung der Membran die Abhebung des Plasmas erst in einer höheren, als dem osmotischen Druck des Zellsaftes entsprechenden Konzentration erfolgt.

2. Das Quellungsbestreben der Membran wird im normalen Zustande der Zelle durch den Turgordruck teilweise kompensiert, tritt aber bei Aufhebung desselben durch Plasmolyse, Töten oder Anschneiden der Zelle sofort ein.

3. Die Anionen lassen sich in bezug auf die Erhöhung der Quellungsgeschwindigkeit der entspannten Membran folgendermaßen ordnen: $\text{OH} \ll \text{SO}_4 < \text{acetat} < \text{Cl} < \text{NO}_3$.

Die Reihenfolge der Kationen ist folgende:

$$\text{Ca} = \text{Ba} = \text{Sr} < \text{Mg} < \text{Li} \leq \text{K} \leq \text{Na} < \text{NH}_4 < \text{H}.$$

4. Die Quellungsgeschwindigkeit in Laugen und alkalisch reagierenden Salzen ist gleich Null.

5. Die Geschwindigkeit der Quellung in Neutralsalzen wird mit wachsender Konzentration der Lösung geringer.

6. Die Quellungsgeschwindigkeit in Kombinationen stellt entweder einen mittleren Wert dar zwischen den Geschwindigkeiten in den Einzelsalzlösungen, oder aber es tritt eine gegenseitige Hemmung der Komponenten in der Quellungsgeschwindigkeit auf, derart, daß diese geringer ist, als bei jedem Einzelsalz.

Die vorliegende Arbeit wurde vom Sommersemester 1912 bis zum Wintersemester 1913/14 im botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke, sowie Herrn Prof. Dr. Schroeder fühle ich mich für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit förderten, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Ebenso danke ich der Leitung der Biologischen Anstalt auf Helgoland, der Direktion der Botanischen Staatsinstitute in Hamburg und dem Leiter des biochemischen Laboratoriums des Allgemeinen Krankenhauses Eppendorf, die mir in lebenswürdiger Weise einen Arbeitsplatz und die Hilfsmittel der genannten Institute zur Verfügung stellten.

Kurven-Tabellen.

Tabelle I. Quellungsgrößen der Membran von Chaetomorpha in Lösungen von Chloriden der Alkalien und Erdalkalien. (Vgl. S. 139—143.)

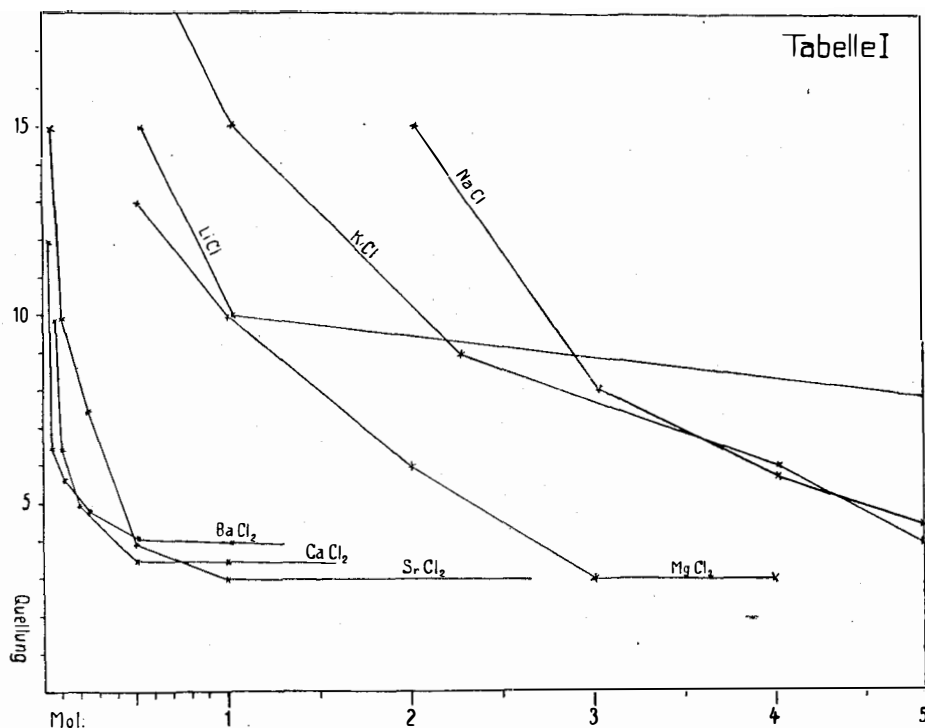


Tabelle II. Quellungsgrößen der Membran von Chaetomorpha in Chlornatriumlösungen bei wachsender Versuchsdauer. (Vgl. S. 140.)

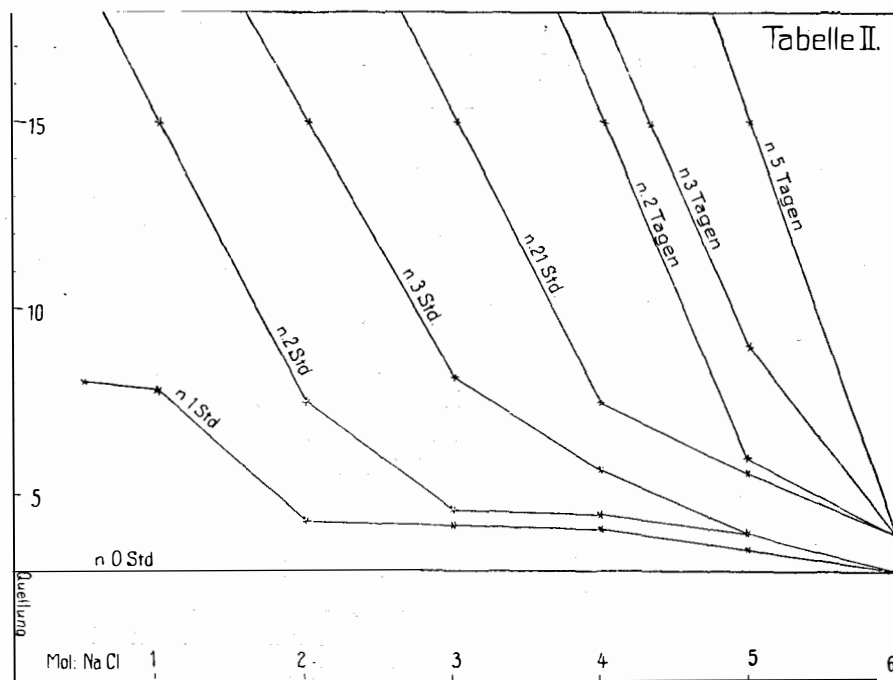
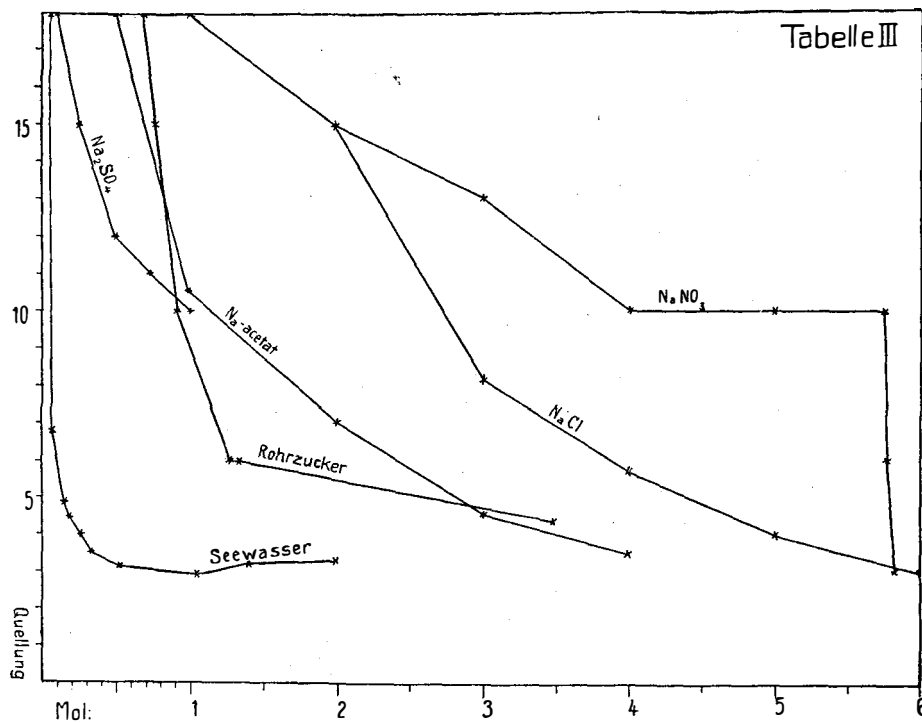


Tabelle III. Quellungsgrößen der Membran von Chaetomorpha in Lösungen von Seewasser, Rohrzucker und Natriumsalzen. (Vgl. S. 137—140.)

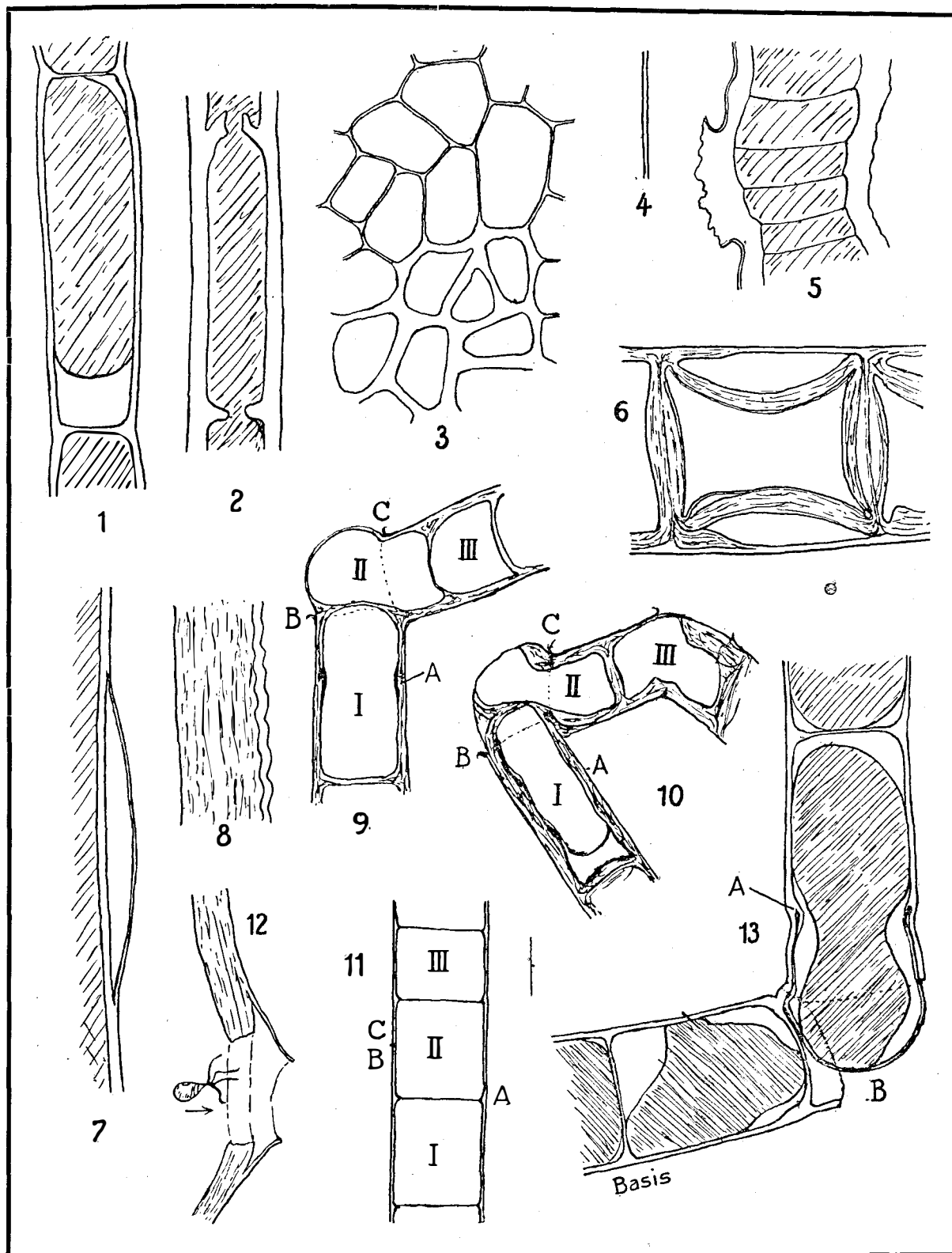


Figuren=Erklärung.

(Die eingeklammerten Zahlen geben die lineare Vergrößerung an.)

Fig. 1 (zu S. 122)	Chanthransia Barbata	15 Std. in conc. Seewasser	(400)
Fig. 2 („ 122)	Desgl.	15 Std. in 1 Mol NaCl	(400)
Fig. 3 („ 128)	Delesseria sanguinea	In Seewasser abgestorbene und lebende Zellen	(650)
Fig. 4 („ 138)	Polysiphonia elongata	Normale Membrandicke	(400)
Fig. 5 („ 138)	Desgl.	Quellung in dest. Wasser	(400)
Fig. 6 („ 136)	Chaetomorpha Linum	18 Std. in 0,0063 Mol Seewasser	(70)
Fig. 7 („ 138)	Desgl.	Membran 5 Minuten in dest. Wasser	(400)
Fig. 8 („ 136)	Ch. Melagonium	Membran 15 Std. in HCl-haltigem Seewasser	(400)
Fig. 9 („ 136)	Ch. Linum	5 Minuten in 0,02 Mol Schwefelsäure	(42)
Fig. 10 („ 136)	Desgl.	10 Minuten desgl.	(42)
Fig. 11 („ 136)	Desgl.	Normal	(42)
Fig. 12 („ 136)	Ch. Melagonium	Austrittsöffnung der Schwärmsporen im optischen Durchschnitt	(400)
Fig. 13 („ 136)	Ch. Linum	Verdrängung angeschnittener Zellen in normalem Seewasser nach 4 Tagen. Darauf Plasmolyse in 1 Mol CaCl ₂ .	(70)

Figuren=Tafel.



Lebenslauf.

Am 14. Februar 1891 wurde ich, Carl Heinrich Kotte, als Sohn des Krankenhaus-Inspektors Karl Robert Kotte zu Hamburg-Eppendorf geboren. Ich bin hamburgischer Staatsangehörigkeit und evangelischer Konfession. Vom 7. bis zum 19. Lebensjahre besuchte ich die Oberrealschule zu Eimsbüttel in Hamburg, die ich Ostern 1910 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Dann wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften zu, dem ich nacheinander an den Universitäten München, Göttingen und Kiel oblag.

Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten:
In München: v. Baeyer, Doflein, v. Goebel, Hegi, v. Hertwig, Paul, Rothpletz.
In Göttingen: Berthold, Ehlers, Heubner, Hoffmann, Mügge, Peter, Pompecky, Wallach, Zsigmondy.
In Kiel: Brandt, v. Brockdorff, Dieterici, Harries, Johnsen, Jung, Martius, Nordhausen, Reinke, Schroeder.
